

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Т. К. ГОЛОВКО

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ



Санкт-Петербург
“НАУКА”

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Уральское отделение. Коми научный центр. Институт биологии



Т. К. ГОЛОВКО

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ



Санкт-Петербург

“НАУКА”

1999

УДК 581.12

ББК 28.57

Г 61

Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). — СПб.: Наука, 1999. — 204 с.

ISBN 5-02-026123-8

В работе обсуждены актуальные вопросы дыхания как основы жизнедеятельности растений. На современном материале рассмотрены организация и регуляция дыхательной сети. Приведены данные об онтогенетических изменениях дыхательной активности, взаимосвязи дыхания с содержанием углеводов и азота в биомассе. Проанализирована концепция функциональных составляющих дыхания. Рассмотрены количественно дыхательные затраты, связь дыхания с эффективностью роста и продуктивностью. Реакции дыхания растений на условия внешней среды представлены в контексте ожидаемых глобальных изменений климата. Показаны возможности оценки адаптивной способности и метаболической активности видов на основании изучения темнового дыхания.

Для биологов-фитофизиологов, научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов.

Библиогр. назв. 588. Ил. 59.

Golovko T. K. Respiration of plants (physiological aspects). — St. Petersburg: Nauka, 1999. — 204 p.

ISBN 5-02-026123-8

Actual problems of respiration as the basis of plant vital activity are discussed in the book. Modern ideas of organization and regulation of respiration pathways are presented. Data on ontogenetic changes of respiration activity, interconnections between respiration and tissue carbohydrate and nitrogen content are included. The concept of respiration functional components is analyzed. Respiratory losses and their growth efficiency and productivity of plants are quantitatively relation to analyzed. Plant respiration responses to the environment are observed in terms of the expected global climate changes. Possibilities of respiration parameters usage for evaluation of adaptive capacity and metabolic activity of plant species are demonstrated.

The book can be of interest for biologists, plant physiologists, ecologists, students.

Bibl. 588. Fig. 59.

Рецензенты:

проф., д-р биол. наук **О. А. СЕМИХАТОВА**,
проф., д-р биол. наук **Т. В. ЧИРКОВА**

Без объявления

ISBN 5-02-026123-8

© Т. К. Головко, 1999

© Российская академия наук, 1999

© Е. В. Кудина, оформление, 1999

1. Введение.

Актуальные вопросы дыхания растений

Функционирование живых организмов неразрывно связано с потреблением и трансформацией энергии, источником которой служат питательные вещества. Растения производят энергетически богатые органические соединения (сахара) из энергетически бедных CO_2 и H_2O при фотосинтезе, используя энергию поглощаемых хлорофиллами квантов света. В клеточном дыхании сахара $((\text{CH}_2\text{O})_n)$ превращаются в CO_2 и H_2O , а свободная энергия запасается в химических связях других молекул (АТФ и НАД(Ф)Н).

Несмотря на то что дыхание является фундаментальным процессом и неотъемлемым свойством всей живой материи, его биологическое значение для растений было осознано значительно позже, чем для животных. Определение дыхания растений как процесса окисления органических веществ кислородом воздуха с выделением CO_2 было сформулировано J. Sachs (1865, 1887), который доказал сходство дыхания растений с дыханием животных. В России значение дыхания для «построения организованных образований» отмечал А. С. Фаминцын (1883).

Начиная с конца XIX в. учение о дыхании становится одним из бурно развивающихся разделов физиологии и биохимии растений. Уже к середине нынешнего столетия был накоплен фактический материал, позволяющий рассматривать дыхание как сложную и хорошо регулируемую совокупность окислительно-восстановительных реакций, являющихся ключевыми для общего обмена веществ. Стало ясно, что в дыхательной цепи образуются промежуточные продукты (метаболиты), вовлекаемые в общий обмен, и происходит передача энергии на осуществление биосинтетических процессов.

В настоящее время считается установленным, что первые этапы дыхания протекают в цитоплазме, а основной продукт гликолиза — пируват — диффундирует в митохондрии, где подвергается окислительному декарбоксилированию. Продуктами цикла трикарбоновых кислот являются CO_2 , C-скелеты, восстановленные пиридин-нуклеотиды (НАДН, ФАДН) и АТФ. НАДН окисляется в дыхательной цепи, где поддерживаемый током электронов протонный градиент обеспечивает энергию для фосфорилирования АДФ.

Теоретически образование АТФ возможно в трех участках дыхательной цепи. Это показано и экспериментально на хорошо

сохранных митохондриях. Дополнительно к транспорту электронов через цианидчувствительную дыхательную цепь у многих растений найден альтернативный путь (АП) с терминальной оксидазой, устойчивой к цианиду.

Способность осуществлять дыхание в присутствии цианида, блокирующего цитохромоксидазу, является одним из уникальных свойств растительных митохондрий. Это явление было известно еще в 30-х годах, но поиски цианидустойчивой терминальной оксидазы увенчались успехом лишь недавно. В конце 80-х годов был выделен низкомолекулярный белок этой оксидазы (Elthon, McIntosh, 1987; Elthon et al., 1989), а несколько позже установлен и ядерный ген, кодирующий синтез данного белка (McIntosh, 1994). Однако несмотря на достижения молекулярной биологии, физиологическая роль альтернативного пути все еще является предметом дискуссии (Möller et al., 1988; Wagner, Krab, 1995).

Расшифровки структуры и принципов регуляции дыхательной цепи оказалось недостаточно и для понимания дыхания целого растения, представляющего собой чрезвычайно сложную систему координированно взаимодействующих гетерогенных клеток, образующих специализированные ткани и органы.

Тонкий контроль дыхания в клетках осуществляется с участием аденилатов, пиридиннуклеотидов, ключевых ферментов дыхательных путей и отдельных метаболитов. Для контроля дыхания целого растения и отдельных органов, по-видимому, важны в первую очередь доступность субстрата и потребность в метаболитах и энергии. В связи с этим актуально рассмотрение вопросов физиологии дыхания растения как целостного организма с привлечением донорно-акцепторной концепции (Головко, 1990, 1993, 1998).

В донорно-акцепторной системе растений дыхание функционирует как метаболический акцептор ассимилированного при фотосинтезе углерода, обеспечивающий энергетически трансформацию субстратов в биомассу, ее поддержание и реализацию специфических функций органов. Ежедневно растения окисляют в дыхании от 30 до 70 % ассимилированного при фотосинтезе углерода. Поэтому не только теоретически, но и с практических позиций актуальными для изучения являются вопросы о регуляторных механизмах взаимосвязи дыхания с различными функциями, их количественное описание и моделирование. Являясь центральным звеном метаболизма растений, дыхание отражает его состояние. Однако необходимы дополнительные исследования и анализ моделей дыхания для характеристики эффективности роста и взаимодействия растений со средой. Не вполне ясно, как будет реагировать дыхание растений на ожидаемые глобальные изменения климатических условий.

Эта книга написана с целью выделить и проанализировать основные итоги исследований по физиологии дыхания за последние 25—30 лет. Основываясь на собственном материале и имеющихся в литературе сведениях, автором рассмотрены актуальные вопросы

дыхания как основы жизнедеятельности растений: организация и регуляция дыхания клеток, тканей и органов; влияние внешних и внутренних факторов на показатели дыхания; функциональные составляющие дыхания; связь дыхания с эффективностью роста и продуктивностью; дыхание в донорно-акцепторной системе растений.

Признательна О. А. Семихатовой, А. Т. Мокроносову, Ю. В. Гамалею, И. А. Куперману и Б. Н. Смиту за внимание к работе и ценные советы. Благодарна своим аспирантам (О. Лавриненко, Е. Гармаш, О. Дымовой) и коллегам по лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми НЦ УрО РАН за помощь и содействие, И. А. Потолицыной за техническую помощь в подготовке рукописи.

2. Дыхание — основной процесс жизнедеятельности растений

Как характерный и важный признак живой материи, дыхание привлекало внимание многих исследователей. Пониманию его биологической роли способствовали классические работы Дж. Сакса (Sachs, 1865), А. С. Фаминцына (1883) и В. И. Палладина (1912), в которых подчеркивалась двойственность природы дыхания как неизбежной, но вместе с тем необходимой для жизнедеятельности растений траты ассимилированного при фотосинтезе углерода. Хотя в прошлом неоднократно разгорались ожесточенные дискуссии о функциях дыхания, его значение как источника энергии и метаболитов, играющих важную роль в созидательном, конструктивном обмене клеток, общепризнанно (Сабинин, 1955; Beevers, 1961, 1970; Семихатова, 1967; Рубин, Ладыгина, 1974). Подробно история формирования концепции дыхания как основного процесса жизнедеятельности растений прослежена О. А. Семихатовой (1990).

В этой главе будут рассмотрены сложившиеся к настоящему времени общие представления об организации дыхания и его регуляции.

2.1. Общие представления о дыхании и дыхательных путях в растительных клетках

Дыхание занимает исключительное положение среди функций, осуществляемых растением. Значение процесса дыхания очень точно и емко охарактеризовано Д. А. Сабининым в главе 5 его классического труда «Физиологические основы питания растений», который был издан в 1955 г. после смерти автора. На основе углубленного физиологического анализа и обобщения имеющихся материалов Д. А. Сабинин пришел к выводу, что «процесс дыхания

обеспечивает организм энергией, необходимой для поддержания процессов, протекающих с ее затратой, и высокоактивными веществами, принимающими участие в клеточном обмене» (Сабинин, 1955. С. 388). Вместе с тем он подчеркивал, что при всей очевидности связи дыхания с жизнью растения оказывается трудным установление механизма зависимости процессов образования структур, движения и других проявлений жизнедеятельности от дыхания. Это замечание остается справедливым и в наши дни.

Уникальным свойством зеленых растений является то, что они в процессе фотосинтеза ассимилируют атмосферный углерод (CO_2), образуя сахара, которые служат материальной основой роста. Сахара участвуют в катаболических и анаболических реакциях метаболизма, в центре которого находится дыхание. Образно выражаясь, можно сказать, что основная функция фотосинтеза состоит в поставке строительного материала (восстановленного углерода). Дыхание призвано изготовить из углерода субстрата строительные кирпичи (интермедиаты) и извлечь энергию, необходимую для возведения постройки (тела растительного организма).

Вторая причина, делающая процесс дыхания узловым, состоит в том, что интермедиаты и энергия необходимы не только для биосинтезов *de novo*, но и поддержания целостности и упорядоченности клеточных структур, специализированных тканей и органов растительного организма.

Итоговое (суммарное) уравнение дыхания ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{энергия}$) указывает на природу основного дыхательного субстрата, подвергающегося окислению, и конечные продукты окислительно-восстановительных превращений дыхательного материала.

О скорости процесса можно судить по интенсивности поглощения O_2 и/или выделения CO_2 , а также определяя количество образовавшейся энергии. На практике чаще всего проводят измерения газообмена как более простые и надежные.

Общее уравнение дыхания не отражает важнейших биохимических свойств этого процесса, заключающихся в образовании множества метаболитов, которые участвуют затем в биосинтетических реакциях построения и обновления клеточных структур и специализированных синтезах (образование продуктов вторичного метаболизма).

Хорошо известно, что атмосферный кислород не реагирует непосредственно с дыхательным субстратом даже в присутствии оксидаз. Дыхание представляет собой сложную цепь многоступенчатых и циклических превращений, в ходе которых дыхательный субстрат (углеводы) окисляется постепенно. В десятках реакций участвует множество ферментов и переносчиков. Детальные обзоры по организации дыхательных путей высших растений появились в последние 10—15 лет (Ap Rees, 1980, 1985; Wiskich, Dry, 1985; Plaxton, 1996).

Обычно процесс дыхания начинают рассматривать с глюкозы, метаболизм которой происходит в клетках растительных и животных организмов. Однако следует иметь в виду, что растительные клетки бедны глюкозой, так как конечным продуктом фотосинтеза является сахароза. Кроме того, у многих видов растений сахароза служит основной транспортной формой фотоассимилятов. Чаще всего С из фотосинтезирующих листьев поступает в растущие ткани в виде сахарозы. В клетках дисахарид — сахароза — гидролизуется, образуя мономеры глюкозу и фруктозу.

Наряду с сахарозой в качестве дыхательного субстрата служат запасные углеводы растений — крахмал, фруктозаны и др., — которые предварительно подвергаются гидролизу. Кроме углеводов при дыхании могут также использоваться жирные и органические кислоты, белки. Но в подавляющем большинстве случаев источником глюкозы в растительных клетках являются сахароза и крахмал.

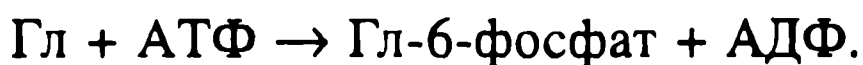
Крахмал представляет собой полимер, состоящий из глюкозных мономеров. Он образуется и накапливается в хлоропластах и амилопластах. Чтобы стать субстратом, доступным для дыхательных превращений, крахмал сначала деградируется под действием ферментов амилазы, крахмальной фосфорилазы и гидролазы. Образовавшиеся глюкозные мономеры выделяются из пластид в цитозоль, где и подвергаются анаэробному распаду.

Если начать рассматривать процесс дыхания с глюкозы, то его можно разделить на 3 стадии: 1) гликолиз (распад глюкозы на более мелкие молекулы), который осуществляется в цитозоле; 2) цикл Кребса (полная метаболизация продуктов гликолиза); 3) электрон-транспортная цепь (ЭТЦ), где энергия собирается от движущихся электронов и запасается в форме АТФ (рис. 1). Цикл Кребса и электронный транспорт осуществляются в митохондриях.

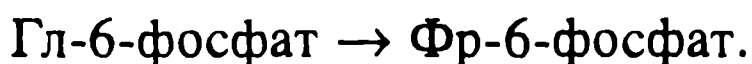
Гликолиз — основной путь дыхательного превращения глюкозы. Он представляет собой цепь реакций, в ходе которых происходит анаэробный распад глюкозы с освобождением энергии и образованием пировиноградной кислоты (ПВК). Этот путь присутствует в клетках всех форм жизни, что указывает на его древность. Во время гликолиза клетка извлекает лишь небольшую часть энергии, заключенной в молекуле глюкозы.

Весь процесс гликолиза можно разбить на 10 этапов.

1. Фосфорилирование глюкозы (Гл) с использованием АТФ при участии фермента *гексокиназы*. Образование молекул Гл-6-фосфата, более активных, чем Гл:



2. Образование фруктозо-6-фосфата (Фр-6-фосфат), лабильной фуранозной формы молекулы гексозы, с участием фермента *изомеразы*:



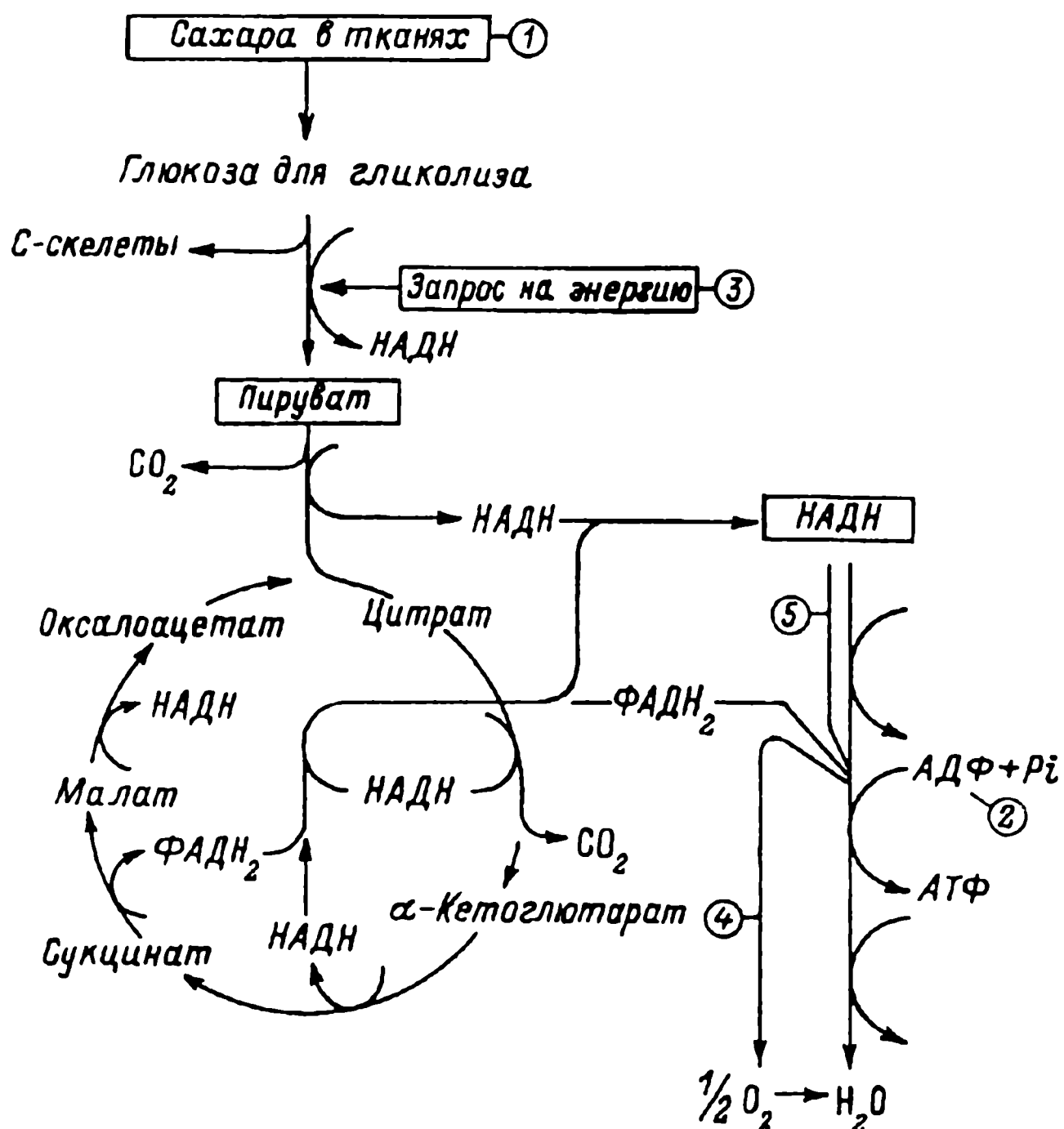
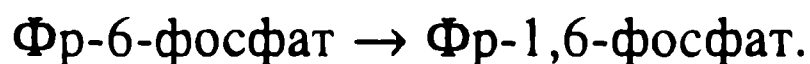


Рис. 1. Схема основных путей окисления углеводов в клетках растений при темновом дыхании (по: Lambers, 1985).

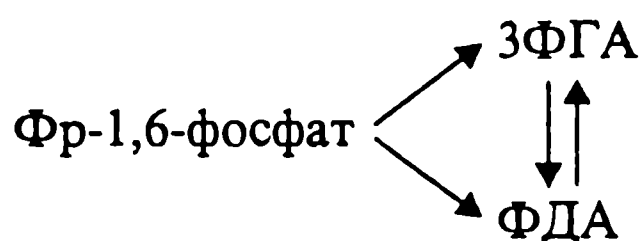
1—5 — ключевые участки регуляции дыхания. Объяснения в тексте.

Fig. 1. Scheme of the major respiratory pathways in a plant cell (after Lambers, 1985).

3. Фосфорилирование Фр-6-фосфата с участием фермента *киназы*:

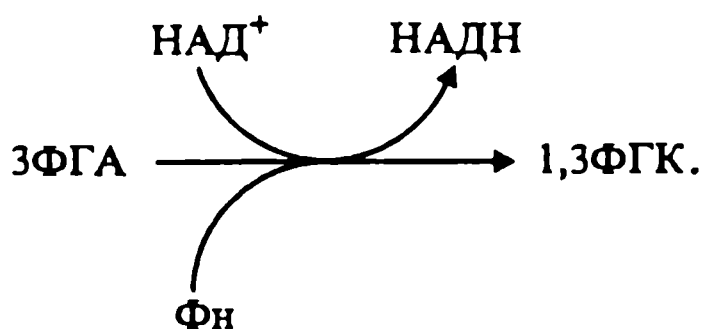


4, 5. Расщепление Фр-1,6-фосфата на две фосфотриозы: фосfogлицериновый альдегид (ФГА) и фосфодиоксиацетон (ФДА), которые легко взаимопревращаются с участием фермента *триозо-фосфатизомеразы*:

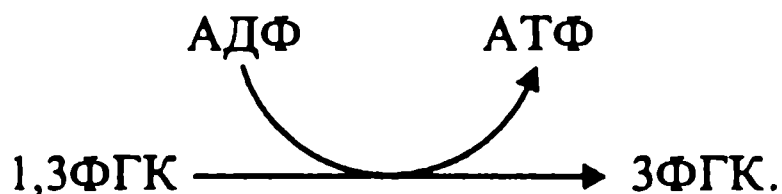


6. Фермент *дегидрогеназа* фосfogлицеринового альдегида (ФГА) окисляет его с образованием фосfogлицериновой кислоты (ФГК). В ходе окисления ФГА до ФГК в фермент-субстратном

комплексе возникает связь с высокой свободной энергией гидролиза (высокоэнергетическая связь). При фосфорилизе этой связи фермент отщепляется от субстрата, а к остатку карбоксильной группы субстрата присоединяется неорганический фосфор (Фн):



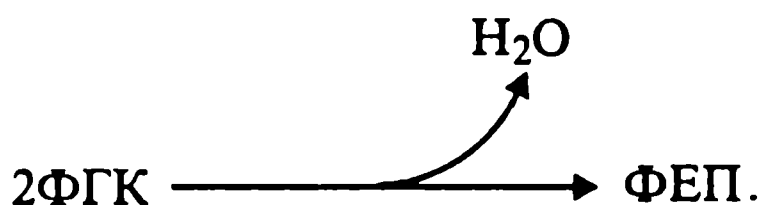
7. Присоединенная на этапе 6 фосфатная группа передается на АДФ при участии фермента *фосфоглицераткиназы* и образуется АТФ (первое субстратное фосфорилирование):



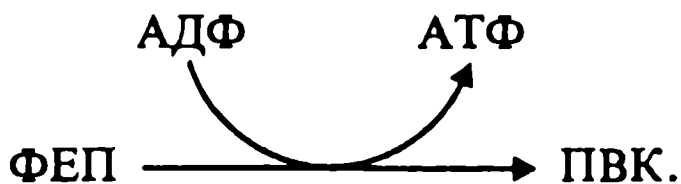
8. 3-Фосфоглицериновая кислота с помощью фермента *фосфоглицератмутаза* превращается в 2-фосфоглицериновую кислоту (2ФГК):



9. Образование фосфоенолпировиноградной кислоты (ФЕП) путем отщепления молекулы H_2O от 2ФГК при помощи фермента *енолазы*:

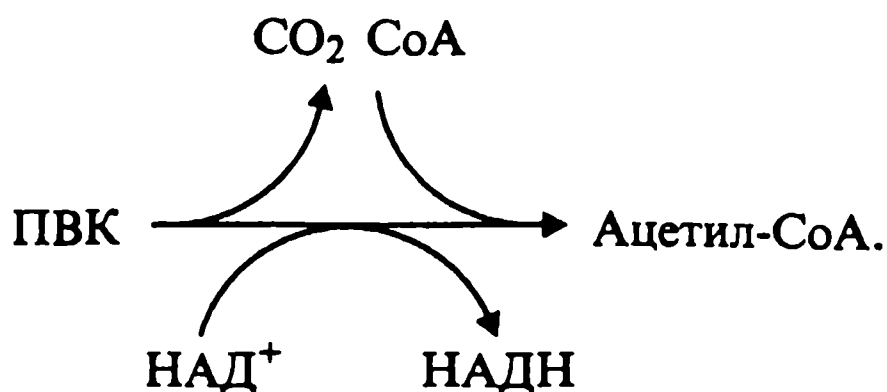


10. Фосфат от ФЕП (соединения, содержащего высокоэнергетическую связь) переносится на АДФ с участием фермента *пируваткиназы*. Образование пировиноградной кислоты (ПВК) — конечного продукта гликолиза:



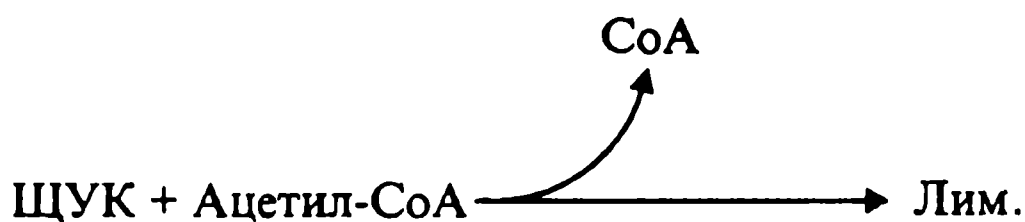
Таким образом, гликолитическое окисление одной молекулы глюкозы дает 2 молекулы ПВК, 2 молекулы АТФ и 2 молекулы НАДН.

В присутствии кислорода пируват окисляется в цикле Кребса (цикл ди- и трикарбоновых кислот), который происходит в митохондриях. Непосредственно в цикле окисляется производное ПВК — ацетил-СоА, который образуется в результате окислительного декарбоксилирования ПВК с присоединением оставшейся ацильной группы к СоА:

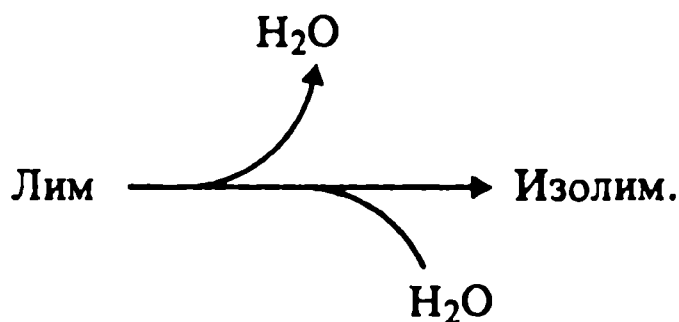


Дальнейшее окисление ацетил-СоА осуществляется в ходе циклического процесса, состоящего из 8 этапов, из них в матриксе митохондрий происходит 7, в митохондриальной мембране — 1.

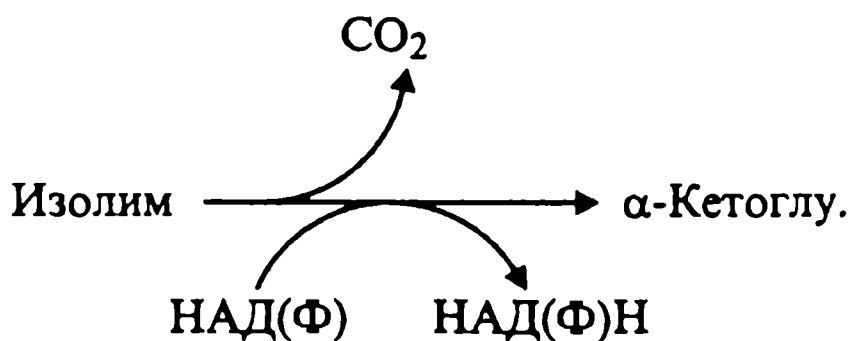
1. Отделение СоА от ацетил-СоА и присоединение ацильной группы (2С) к щавелево-уксусной кислоте (ЩУК, 4С). В этой реакции с участием фермента *цитратсинтазы* образуется лимонная кислота (Лим, 6С):



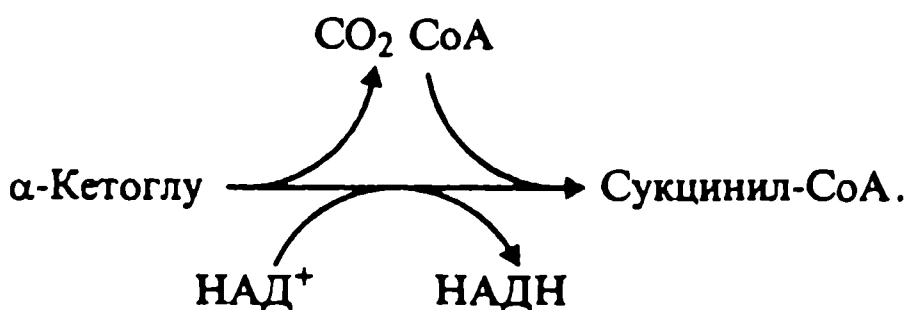
2. Образование изолимонной кислоты (Изолим) в результате дегидратации лимонной кислоты с участием фермента *аконитатгидратазы* с последующей гидратацией продукта реакции — цис-аконитовой кислоты:



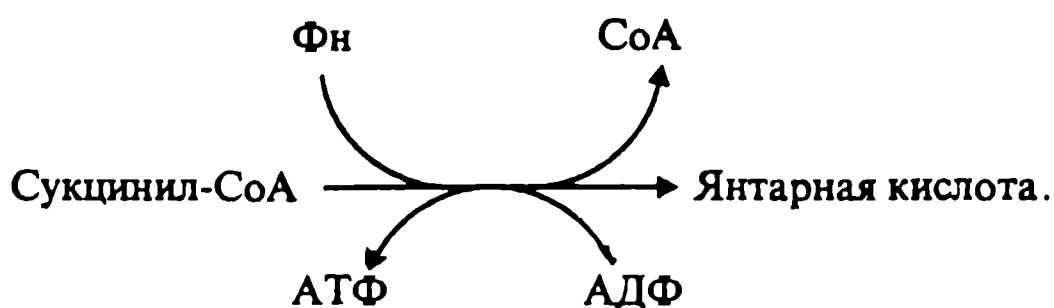
3. Превращение изолимонной кислоты в α-кетоглутаровую (α-кетоглу) в реакции окислительного декарбоксилирования с участием НАДФ-зависимой *изоцитратдегидрогеназы*:



4. α-Кетоглутаровая кислота теряет молекулу СО₂ и ее декарбоксилированный продукт сначала окисляется, а затем присоединяется к СоА, образуя сукцинил-СоА. Окисление сопровождается восстановлением НАД:



5. CoA замещается фосфатной группой, которая затем переносится на АДФ при субстратном фосфорилировании. При участии *сукцинил-СоА-синтетазы* из сукцинил-СоА, АДФ и H_3PO_4 образуются янтарная кислота, АТФ и регенерируется молекула СоА:



6. Окисление янтарной кислоты в фумаровую происходит на мембране митохондрий с участием *сукцинатдегидрогеназы*, кофериментом которой является флавинадениндинуклеотид (ФАД):



7. Гидрирование фумаровой кислоты с участием фермента *фумаратгидратазы* и превращение ее в яблочную кислоту (малат):



8. На последнем этапе цикла яблочная кислота с помощью НАД-зависимой *малатдегидрогеназы* окисляется в щавелево-уксусную кислоту (ЩУК):

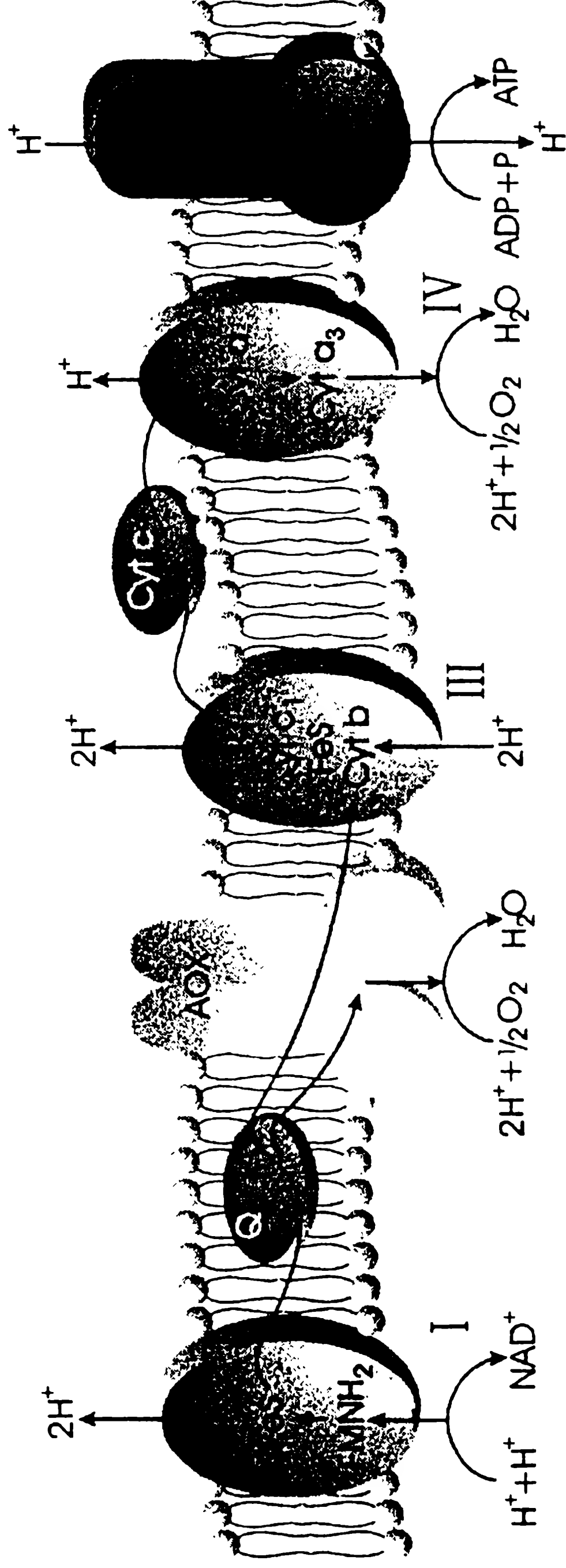


Таким образом, в одном обороте цикла при окислении молекулы ПВК происходит выделение 3 молекул CO_2 , включение 3 молекул H_2O и удаление 5 пар атомов водорода. Энергия, извлеченная из субстратов, окисляющихся в цикле Кребса, запасается в восстановленных коферментах (НАДН и ФАДН) и АТФ, образовавшемся в результате субстратного фосфорилирования на уровне сукцинил-СоА.

Энергия молекул НАДН и ФАДН извлекается в дыхательной электрон-транспортной цепи (ЭТЦ), локализованной во внутренней мембране митохондрий (рис. 2). ЭТЦ служит для передачи электронов от восстановленных субстратов на кислород. С переносом электронов по ЭТЦ сопряжен синтез АТФ.

Пара электронов (e^-) от НАДН или сукцината (ФАДН) передаются по ЭТЦ до O_2 . O_2 восстанавливается, присоединяя $2H^+$ и образуя воду.

МЕЖМЕМБРАНОЕ ПРОСТРАНСТВО



МАТРИКС

Рис. 2. Электрон-транспортная цепь растительных митохондрий.

I — НАДН-дегидрогеназный комплекс, III — цитохром комплекс $b-c_1$, IV — цитохром комплекс $a-a_3$, AOX — альтернативная оксидаза. Объяснения в тексте.

Fig. 2. Model of the electron transport chain of plant mitochondria.

I — NADH dehydrogenase complex, III — cytochrome $b-c_1$ complex, IV — cytochrome oxidase $a-a_3$ complex, AOX — alternative oxidase.

Цепь переноса электронов состоит из более чем двух десятков переносчиков и значительного числа белков, сгруппированных в крупные ферментные комплексы. Согласно современным данным, дыхательная цепь растительных митохондрий включает в себя четыре погруженных в мембрану основных комплекса и два небольших по молекулярной массе лабильных компонента — убихинон (кофермент Q) и цитохром c , — выполняющих функцию переноса e^- между мультиферментными комплексами.

Порядок расположения переносчиков в ЭТЦ определяется их окислительно-восстановительным потенциалом (ОВП), который должен быть у окисляемого переносчика более отрицательным, чем у восстанавливаемого.

Транспорт электронов по дыхательной цепи сопровождается активным трансмембранным переносом протонов (H^+) комплексами I, III и IV из матрикса в межмембранное пространство митохондрий. Транспорт H^+ с одной стороны внутренней мембраны на другую обеспечивается энергией электронов, движущихся по ЭТЦ. Перенос e^- через комплексы, сопряженный с трансмембранным переносом H^+ , сопровождается образованием АТФ. Передача пары электронов от НАДН к O_2 сопровождается образованием трех молекул АТФ ($P/O = 3$). В случае окисления сукцината остаются лишь два участка, в которых функционирует протонная помпа и при переносе пары e^- образуются две молекулы АТФ.

Механизм образования АТФ за счет энергии движущихся электронов объясняет химиосмотическая теория Митчела, основные положения которой сводятся к следующему.

1. Переносчики ЭТЦ локализованы во внутренней мембране митохондрий. Ток e^- через серию переносчиков (комплексы I, III, IV) обеспечивает энергией работу H^+ -помпы.

2. Протоны перекачиваются из матрикса в межмембранное пространство через внутреннюю мембрану. Это вызывает образование протонного потенциала ($\Delta\mu_{H^+}$), величина которого складывается из разностей электрических и химических потенциалов H^+ на мембране.

3. Градиент протонов является источником энергии для синтеза АТФ за счет обращения транспорта H^+ через протонный канал мембранной АТФазы. Транспорт двух протонов через энергизованную мембрану с понижением электрохимического потенциала сопряжен с образованием одной макроэргической связи АТФ (Скулачев, 1989). Другими словами, в дыхательном обмене происходит запасание энергии в форме электрохимического протонного потенциала, который затем разменивается на энергию макроэргических связей АТФ. Образно говоря, внутренняя мембрана работает как силовая станция для производства АТФ.

4. Сопряжение диффузии протонов с синтезом АТФ осуществляется АТФазным комплексом, получившим название фактора сопряжения F_1 . На электронно-микроскопических снимках факторы сопряжения F_1 выглядят глобулярными образованиями грибовидной формы на внутренней мембране митохондрий. Их «головки»

выступают в матрикс (см. рис. 2). Внутренняя мембрана образует множество впячиваний в матрикс, и тысячи копий АТФ-синтетазных комплексов погружены в нее.

Установлено, что потенциально возможное образование энергии при дыхательном окислении одной молекулы глюкозы составляет 38 молекул АТФ. Две молекулы АТФ используются для активного транспорта гликолитического НАДН из цитоплазмы в митохондрии:

Этапы дыхания	Генерация энергетических эквивалентов (АТФ и восстановителя)	Энергетический выход дыхания (потенциальное образование АТФ)
Гликолиз:		
субстрактное фосфорилирование	2АТФ	→ 2АТФ
восстановление НАД	2НАДН	
Пируват ацетил-СоА (x2):	2НАДН	
восстановление НАД		
Цикл Кребса (x2):		
субстратное фосфорилирование	2АТФ	→ 2АТФ
восстановление НАД	6НАДН	
восстановление ФАД(Ф)	2ФАД(Ф)Н	
Электрон-транспортная цепь (цитохромоксидазный путь):		
окисление 10НАДН		30АТФ
окисление 2ФАД(Ф)Н		4АТФ
Минус энергия для активного транспорта НАДН из цитоплазмы (гликолиза) в митохондрии		-2АТФ
Итого:		36АТФ

Одной из основных отличительных особенностей растительных митохондрий является то, что они имеют два разных пути переноса e^- от убихинона на O_2 (см. рис. 2). Первый путь, описанный выше, является основным и называется цитохромным. Он блокируется цианидом, подавляющим активность цитохромоксидазы. Второй путь транспорта e^- не ингибируется цианидом и поэтому назван цианидустойчивым, или альтернативным. Он чувствителен к действию гидроксамовых кислот.

Цианидустойчивый путь связан с функционированием в дыхательной цепи растительных митохондрий помимо цитохромоксидазы альтернативной оксидазы. Этот путь начинается от убихинона, минуя два участка окислительного фосфорилирования. Деятельность альтернативной оксидазы не сопряжена с генерацией мембранного потенциала и образованием АТФ (Day et al., 1980; Laties, 1982; Lance et al., 1985; Moore, Siedow, 1991). Однако нельзя рассматривать альтернативный путь в целом как нефосфорилирующий. При окислении эндогенного НАДН градиент протонов может устанавливаться у одного участка (комплекс I), где возможно обра-

зование АТФ ($P/O = 1$) (Moore, Rich, 1985). Следовательно, альтернативный путь запасает мало энергии (АТФ), рассеивая ее в виде тепла.

Долгое время предполагали, что функцию альтернативной оксидазы могут выполнять флавопротеины или цитохромы группы *b*, среди которых особое значение придавали цитохрому *b₇*. Альтернативная цианидустойчивая оксидаза впервые была выделена в 1978 г. из митохондрий початков *Arum maculatum* (Huq, Palmer, 1978a; Rich, 1978).

В настоящее время установлено, что функцию альтернативной оксидазы (АОХ) в разных тканях выполняют 1—3 белка с молекулярной массой от 32 до 39 кД (Moore, Siedow, 1991). Синтез белка АОХ кодируется ядерным геном *aox1* (Rhoads, McIntosh, 1993; McIntosh, 1994). Способность альтернативного пути возрастает при экспрессии гена альтернативной оксидазы (Elthon, McIntosh, 1987; Rhoads, McIntosh, 1992; Vanlerberghe et al., 1994). В тканях нетермогенных растений (*Glycine max*) обнаружено семейство генов АОХ, экспрессия которых дифференциальна (Finnegan et al., 1997). Следует, однако, отметить, что, несмотря на резко возросший в последнее время интерес и объем исследований альтернативного пути дыхания растительных митохондрий, представления о физиологической роли этого пути еще полностью не сформировались (Vanlerberghe, McIntosh, 1997; Vanlerberghe et al., 1997).

Мы схематически рассмотрели классическую последовательность событий, осуществляемых в процессе дыхания. Следует, однако, иметь в виду, что в зависимости от условий среды, природы дыхательного субстрата, активности ферментов, функционального состояния и возраста тканей возможны различные отклонения от основного пути.

2.2. Организация и регуляция дыхания клеток, тканей и органов растений

Дыхание растений представляет собой комплексный процесс, включающий в себя три типа процессов: метаболизм соединений углерода, транспорт электронов и оборот фосфорилированных и восстановленных продуктов (АТФ, НАДФН). В предыдущей части мы проследили последовательность реакций основных дыхательных путей. Теперь рассмотрим их организацию и регуляцию в клетках и тканях растений. Задача эта непростая, так как, несмотря на достижения последних десятилетий, все еще остаются вопросы о регуляторных механизмах дыхания, особенно на уровнях более высоких, чем клетка.

Хорошо известно, что каталитическая способность ферментов основных путей дыхания существенно превышает те максимальные интенсивности дыхания, которые достигаются в различных тканях и органах. В целом количество ферментов не лимитирует дыхание.

Этот вывод вытекает из множества экспериментов с использованием дыхательных ядов (например, 2.4-динитрофенола), в которых скорость дыхания возрастала вдвое-втрое по сравнению с контролем (без ингибитора), а при добавлении субстратов еще увеличивалась.

Как уже отмечалось, классический дыхательный путь начинается с глюкозы, но у большинства растений ключевым субстратом дыхания является сахароза или крахмал. Гидролиз 1 моль сахарозы цитозольной *инвертазой* дает 2 моль гексозы, тогда как при расщеплении сахарозы с участием *сахарозосинтазы* образуется 1 моль фруктозы. Следовательно, активности этих двух ферментов являются определяющими для тока С в дыхание (Ar Rees, 1985). Запасные полимеры, например фруктозаны, гидролизуются до свободной фруктозы (Pollock, 1984). Крахмал в пластидах листьев или запасяющих органах деградирует до дигидроксиацетонфосфата (ДОАФ) (Duffus, 1984). Последовательное превращение гексоз в пируват у растений может осуществляться независимо, в обоих из двух клеточных компонентах — цитозоле и пластидах (рис. 3). Пластидный и цитозольный гликолиз взаимодействуют через высокоселективные переносчики, локализованные во внутренней мембране пластид (Plaxton, 1996).

Гликолиз в хлоропластах в темноте и нефотосинтезирующих пластидах (лейкопластах) участвует в распаде крахмала и образовании С-скелетов, восстановителя (НАДН) и АТФ для анаболизма (например, синтез жирных кислот). Деградация крахмала в первые 3—6 ч темноты протекает с максимальной скоростью и снижается затем быстро до очень низкой величины. Протекающие одновременно в пластидах и цитозоле реакции гликолиза катализируются изоферментами, кодируемыми различными ядерными генами. Соотношение изоферментов варьирует не только в зависимости от типа и возраста ткани, но и под воздействием условий внешней среды, особенно минерального питания. Полагают, что пластидные гликолитические ферменты синтезируются как неактивные предшественники на рибосомах в цитозоле, а затем транспортируются в органеллы.

Цитозольный гликолиз растительных клеток представляет собой сложную метаболическую сеть, включающую в себя альтернативные ферментативные реакции (см. рис. 3). Ключевой точкой регуляции гликолиза считается тонкий контроль ферментов, участвующих в метаболизме фруктозо-6-фосфата и фосфоенолпирувата. Дополнительно к пути через хорошо изученную АТФ-зависимую *фосфофруктокиназу* гликолитический ток от фруктозо-6-фосфата может частично пройти через пирофосфатзависимую *фруктозо-6-фосфаткиназу*, известную еще под названиями *фосфат-1-фосфотрансфераза* или пирофосфатзависимая *фосфофруктокиназа*. Альтернативная реакция способна лучше утилизировать фосфор пирофосфата, чем нуклеозидтрифосфата. Интермедиаты гликолиза, включая фосфоенолпируват, в значительных количествах выводят-

ся из гликолитической сети для образования органических кислот (Davies, 1979) и дигидроксиацетонфосфата, транспортируемого в амилопласты для синтеза крахмала (Duffus, 1984).

Основной продукт гликолиза — пируват — в дальнейшем окисляется в митохондриях, куда поступает путем диффузии. Из фосфоенолпирувата могут образоваться также органические кислоты, в частности малат, который входит в митохондрии с помощью переносчиков (Möller, Palmer, 1984).

Гликолитическая цитозольная сеть реакций обеспечивает необходимую метаболическую подвижность, что важно для успешного роста и развития растений в постоянно изменяющихся условиях внешней среды. Приводятся также сведения, что некоторые гликолитические ферменты могут быть многофункциональными белками, участвующими в иных, чем углеводный метаболизм, процессах (Plaxton, 1996).

Наряду с превращениями гексозофосфата в гликолизе 10—15 % (в отдельных случаях до 30 %) гексоз деградирует до триозофосфата в окислительном пентозофосфатном пути (ОПП) (Ap Rees, 1980, 1985). Поток углерода через ОПП регулируется активностью *глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы* (Turner, Turner, 1980). Основная роль ОПП состоит в образовании НАДФН, который затем используется в восстановительных синтезах, и C-скелетов, необходимых для различных реакций общего метаболизма. Как и гликолиз, ОПП дублируется в пластидах. Активность и полнота пути зависят от типа пластид и потребностей их метаболизма (Ap Rees, 1985).

Цикл Кребса подробно рассмотрен в обзорах (Wiskich, 1980; Möller, Palmer, 1984; Wiskich, Dry, 1985). Установлено, что кроме пирувата, который входит в цикл после окислительного декарбоксилирования, различные органические кислоты и аминокислоты могут поступать в цикл, модифицируя его. Множественность субстратов и продуктов, а также транспортных систем, функционирующих на внутренней мембране митохондрий, играет важную роль в выборе субстрата и степени его окисления. Полное окисление (до CO_2) наблюдается, если субстратом цикла является ацетил- CoA (Palmer, Sugden, 1983). В митохондриях листьев некоторых видов растений окислению в цикле подвергается глицин (Dry, Day, Wiskich, 1983).

Растительные митохондрии содержат НАД-зависимый малик-фермент, который окисляет малат в пируват. Такие системы были обнаружены в корнях и клубеньках сои (Adams, Rinnie, 1981; Coker, Schubert, 1981). В митохондриях початков *Arum maculatum* в основном окислялся цитозольный малат (Ap Rees et al., 1983).

Определенную роль в управлении циклом трикарбоновых кислот может играть активность ферментов. В исследованиях с изолированными митохондриями листьев фасоли (Bowman et al., 1976), цветной капусты (Day, Wiskich, 1977) и гороха (Wiskich, Dry, 1985) показано, что интермедиаты цикла Кребса — цитрат и изоцит-

рат — окислялись в несколько раз медленнее других субстратов. Но даже наименьшие скорости митохондриального окисления, наблюдаемые с цитратом, превышали скорость дыхания интактных листьев гороха. Стимуляция дыхания под влиянием разобщителей, таких как динитрофенол, также показывает, что активность ферментов цикла Кребса не лимитирует скорость дыхания. Так как митохондрии являются источником интермедиатов для синтезов общего метаболизма, то, по всей видимости, существует комплексный контроль цикла Кребса. Удаление продуктов может влиять на скорость цикла. Видимо, поэтому разные его части могут функционировать с разной скоростью.

К механизмам тонкого контроля активности отдельных дегидрогеназ ферментов цикла Кребса относится также соотношение НАДН/НАД (Wiskich, Dry, 1985). Такой контроль не только поддерживает баланс интермедиатов, но и позволяет отдельным участкам цикла функционировать независимо.

Помимо рассмотренных выше факторов контроль митохондриального окисления осуществляет баланс адениловых нуклеотидов. Клеточное потребление АТФ определяет снабжение АДФ-ом, необходимое для окислительного фосфорилирования. Считается, что абсолютная концентрация АДФ является более важным фактором контроля митохондриального окисления, чем соотношение АТФ/АДФ или энергетический заряд, который довольно стабилен и варьирует в разных тканях от 0.75 до 0.95 (Dry, Wiskich, 1982).

О том, что дыхание растений и их органов в целом контролируется количеством клеточного АДФ (точнее, скоростью регенерации АДФ), могут свидетельствовать данные о повышении интенсивности дыхания при индукции энергопотребляющих процессов: поглощение и ассимиляция ионов в корнях (Veen, 1981; Barneix et al., 1984; Май, Головко, 1988), транспорт ассимилятов (Ho, Thornley, 1978; Головко, 1998).

Из схемы (рис. 4), отображающей взаимосвязи между дыханием и биосинтетическими процессами, ясно, что скорость регенерации АДФ и пиридиннуклеотида (НАД) из их высокоэнергетических предшественников (соответственно АТФ и НАДН) играет важную роль в регуляции дыхания. В молодых растущих тканях и растениях регенерация НАД в восстановительных синтезах (восстановление нитрата, сульфата, синтез высоковосстановленных соединений, аминирование α -кетоглутарата и др.) и утилизация АТФ выше, чем в зрелых, завершивших рост.

АДФ регенерируется интенсивно при синтезе белков, нуклеиновых кислот, amino- и жирных кислот, накоплении и транспорте метаболитов.

Фундаментальным свойством живой материи является ее лабильность. Функциональные молекулы — ферменты, нуклеиновые кислоты, ряд клеточных структур (в том числе и мембраны) — существуют ограниченное время, по прошествии которого они

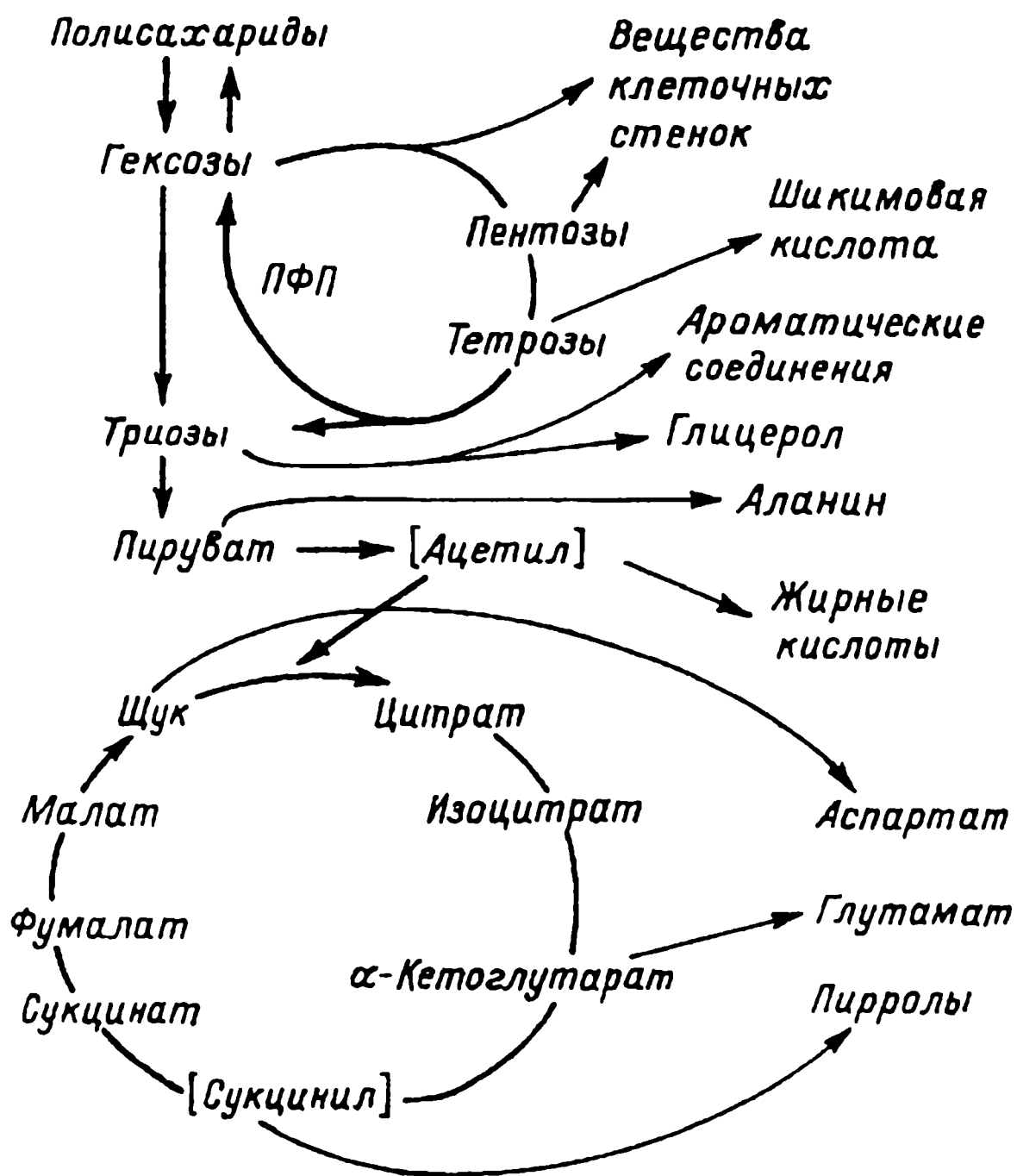


Рис. 4. Дыхание — ключевое звено клеточного метаболизма.

Fig. 4. Respiration is the basis of cell metabolism.

подвергаются деградации. Эти структурные компоненты синтезируются *de novo* (обновляются), что приводит к дополнительным затратам восстановителя и энергии (НАДН и АТФ).

Одним из условий нормального функционирования клеточных систем является наличие определенных перепадов концентраций ряда веществ и ионов на мембране (Минкевич, 1996). Постоянное вложение энергии требуется для восполнения утечки многих видов молекул и поддержания градиентов концентрации, необходимых для сохранения рабочего неравновесного состояния клеточных систем. Поддержание внутриклеточного движения также сопряжено с потреблением энергии в виде АТФ.

АТФ образуется при окислении НАДН или ФАД(Ф)Н в электрон-транспортной цепи митохондрий. Сопряжение окисления и фосфорилирования (Р/О) осуществляется хемиосмотически, через генерацию током электронов протонного градиента на внутренней мембране (Storey, 1980). Транспорт двух протонов через энергизованную мембрану с понижением электрохимического потенциала сопряжен с образованием одной макроэргической связи в АТФ (Скулачев, 1989). Другими словами, в дыхательном обмене происходит запасание энергии в форме электрохимического протонного

потенциала, которая затем разменивается на энергию макроэргических связей АТФ.

Теоретическая величина Р/О при окислении внутреннего или экзогенного НАДН по основному цианидчувствительному пути равна 3 или 2 соответственно. При прямом окислении эндогенного сукцината величина Р/О равна 2. Близкие значения были получены на хорошо сохранных митохондриях (Beevers, 1974; Storey, 1980).

Если стехиометрическая связь существует только между прохождением электронов и транспортом протонов через энергопреобразующую внутреннюю мембрану митохондрий, а запасенная в форме $\Delta\mu_{H^+}$ энергия при обратном транспорте протонов расходуется не только на синтез АТФ, но и на другие цели (см.: Скулачев, 1997), то синтез АТФ будет снижаться. Он будет иметь не жесткую (стехиометрическую), а переменную (кинетическую) связь с прохождением электронов. На такую возможность, обусловленную тем, что протонный градиент частично используется для приведения в движение систем трансмембранного переноса ионов и метаболитов, указывается в ряде работ (Heldt, 1976; Earnshaw, Cooke, 1984).

Выход АТФ снижается также при вовлечении альтернативного цианидчувствительного пути (АП) переноса электронов. Согласно гипотезе «energy overflow», предложенной Н. Lambers (1982, 1985), степень вовлечения АП контролируется снабжением субстратом и требуется, чтобы находящийся под аденилатным контролем фосфорилирующий цитохромный путь был насыщен. Другое представление о цианидустойчивом дыхании как способе сброса восстановленных эквивалентов относится к дыханию во время фотосинтеза (Palmer, 1976). Предполагается, что в условиях высокого содержания АТФ, когда основной дыхательный путь ограничен фосфат-акцепторным контролем, окисление субстратов через альтернативную оксидазу (без образования АТФ) продолжается. Это позволяет циклу Кребса функционировать на свету.

В других гипотезах АП рассматривается как средство увеличения продукции тех или иных веществ, включая АТФ (за счет комплекса I) (Plas van der, Wagner, 1980; Lance et al., 1985). Цианидустойчивый путь транспорта электронов вовлекается в ситуациях, когда имеется повышенная потребность в АТФ, а цитохромный путь насыщен. Увеличение скорости регенерации АДФ снимает ограничение гликолиза. В результате увеличиваются образование НАДН и количество поступающих в дыхательную цепь электронов, избыток которых передается от убихинона на альтернативную оксидазу. Возможно также, что наличие в растительных митохондриях альтернативного пути, не регулируемого механизмом дыхательного (аденилатного) контроля, способствует усилению окислительных реакций цикла Кребса и тем самым увеличивает количество образованных интермедиатов (Palmer, 1976). Тогда АП можно рассматривать как механизм, способствующий обеспечению более быстрого снабжения синтезов метаболитами. Такая ситуация целесообразна для растущих клеток, тканей и органов, которые

хорошо снабжаются субстратом (сахарозой) и больше нуждаются в метаболитах для синтезов *de novo*, чем в АТФ.

Доказательством того, что АП способен поддерживать рост, служат данные, полученные недавно в исследованиях трансгенной суспензионной культуры клеток табака (Vanlerberghe et al., 1997). В присутствии антимицина только клетки трансгенной линии табака S11, содержащие белок альтернативной оксидазы, продолжали рост, тогда как клетки линии AS8, содержащие белок АОХ в следовых количествах, не росли. В среде без антимицина обе линии клеток имели сходные показатели роста. Таким образом, оксидаза АП может поддерживать дыхательный метаболизм углерода, а следовательно и рост, когда цитохромный путь ограничивает ток С.

Показано, что экспрессия гена альтернативной оксидазы, а следовательно участие АП в общем дыхании, может быть индуцирована множеством стрессовых факторов: старение срезов клубней картофеля (Hiser, McIntosh, 1990), холодовая обработка (Stewart et al., 1990; McCaig, Hill, 1977; Vanlerberghe, McIntosh, 1992), отравление цитохромоксидазы дыхательными ядами (Vanlerberghe, McIntosh, 1997), обработка плодов этиленом (Laties, 1982), початка *Sauromatum guttatum* — салициловой кислотой (Rhoads, McIntosh, 1993). В ряде работ (Prasad et al., 1994; Rychter et al., 1992; Jolivet et al., 1990) также отмечено, что участие АП возрастало при выращивании растений в условиях пониженной температуры, засоления, недостатка элементов минерального питания.

Не исключено, что активация АП связана с повышением защитных функций и увеличением устойчивости растений к неблагоприятным условиям. Тогда наличие альтернативной терминальной оксидазы может иметь значение как фактор, расширяющий диапазон адаптивных приспособительных механизмов. Это позволило бы рассматривать альтернативность окислительного аппарата растений как одно из важнейших свойств, возникших и закрепившихся в ходе биологической эволюции для поддержания клеточного гомеостаза. Однако решить окончательно, какая из рассмотренных гипотез о физиологической роли АП имеет больше оснований, в настоящее время не представляется возможным из-за скудности и противоречивости экспериментальных данных, большая часть которых была получена с использованием ингибиторов.

В литературе (Vanlerberghe, McIntosh, 1997) есть указания на то, что активность альтернативной оксидазы (АОХ) зависит по крайней мере от нескольких факторов:

- 1) общего количества белка АОХ;
 - 2) окислительно-восстановительного состояния белка АОХ.
- Показано, что АОХ представляет собой димер, который может существовать в двух состояниях (Umbach, Siedow, 1993). Димер, связанный посредством ковалентной дисульфидной связи, является менее активной формой. Восстановление дисульфидной связи приводит к образованию более активной формы фермента. Восстановление дисульфидной связи белка АОХ зависит от окислительно-

восстановительного состояния пиридиннуклеотидного пула, а именно от концентрации восстановленной формы (НАД(Ф)Н) в матриксе митохондрий;

3) концентрации активаторов АОХ. Показано, что АОХ может быть активной в присутствии определенных метаболитов, например пирувата (Millar et al., 1996);

4) окислительно-восстановительного состояния пула убихинона. Установлено, что уровень восстановленного убихинона является важным фактором, регулирующим активность АОХ (Bahr, Bonner, 1973; Huq, Palmer, 1978b). Участие АП высокое только в том случае, когда уровень восстановленных хинонов достигает 40 % (Dry et al., 1989).

Альтернативный путь принимает участие в дыхании многих растений. Его вклад в суммарное поглощение O_2 зависит от вида и условий произрастания растения, типа ткани, возраста. Доказано, что альтернативный цианидустойчивый путь принимает участие в образовании тепла в термогенных тканях (початках) большинства представителей ароидных (Meeuse, 1975; Laties, 1982). В данном случае электрохимический потенциал, генерируемый потоком электронов, не сопряжен с синтезом АТФ. Энергия электронного тока рассеивается в виде тепла, обеспечивая повышение температуры тканей на 10—15 °С выше температуры окружающей среды. В результате усиливаются выделение нектара и испарение амидов, привлекающих насекомых-опылителей (Meeuse, 1975).

Предположение о том, что активация пути электронов через альтернативную оксидазу может повысить температуру тканей растений, экспонированных к низким температурам, защищая их тем самым от низкотемпературного стресса и повреждения, не подтвердилось ни теоретически, ни экспериментально. Расчеты и измерения, выполненные рядом исследователей (McNulty, Cummins, 1987; Moynihan et al., 1995; Breidenbach et al., 1997), показали, что тепловыделение слишком мало, чтобы вызвать физиологически значимое увеличение температуры нетермогенных тканей. По мнению этих авторов, индукция и вовлечение альтернативного дыхательного пути способствуют поддержанию баланса между током углерода, отношением АДФ/АТФ и током электронов, когда температурные условия непостоянны.

Однако данные об усилении способности и степени вовлечения АП под влиянием пониженных температур, а также более высокий уровень альтернативного дыхания у холодоустойчивых видов дают основание предполагать, что этот путь все же имеет адаптивное значение для выживания растений в условиях холодового стресса (Venter van de, 1985; Elthon et al., 1986). Возможно, что усиление окисления хинонов альтернативной оксидазой защищает их от реакции с молекулярным кислородом, в которой образуется супероксидрадикал (Purvis, Shewfelt, 1993). Кроме того, АОХ может способствовать уменьшению опасности повреждения митохондрий, удаляя кислород из внутримитохондриального компартмента. Не-

которые авторы (Moynihan et al., 1995) все же не исключают и значения локального эффекта на субклеточные структуры (митохондриальные мембраны и ферменты) повышения тепловыделения в клетке при холодовой индукции альтернативного пути.

Данные, представленные в работе М. Р. Моynihan с соавт. (1995), показали, что активность АОХ у растений *Episcas cupreata*, адаптированных к климату тропиков, была очень низкой по сравнению с растениями пшеницы, произрастающими в различных климатических зонах, сильно отличающихся по температурным условиям. По-видимому, нельзя исключить того, что имеется связь между активностью альтернативной оксидазы и ботанико-географическим распространением растений.

2.3. Дыхание во время фотосинтеза

Темновое митохондриальное дыхание включает в себя окисление углеродных соединений в цикле трикарбоновых кислот и НАД(Ф)Н в электрон-транспортной цепи. В ходе этих процессов CO_2 выделяется, O_2 потребляется, образуются энергетические эквиваленты (НАД(Ф)Н и АТФ) и промежуточные метаболиты. В фотохимических реакциях фотосинтеза, которые осуществляются в мембранах тилакоидов хлоропластов с использованием энергии квантов света, образуется НАД(Ф)Н и АТФ и выделяется O_2 . В биохимических реакциях фотосинтеза, осуществляемых в строме хлоропластов, НАД(Ф)Н и АТФ используются для восстановления CO_2 . Первичные ассимиляты, основной транспортной формой которых является дигидроксиацетонфосфат (ДОАФ), с большой скоростью и в больших количествах могут выходить из хлоропластов в цитоплазму, где и служат основой многих дальнейших синтезов (рис. 5). Считается, что не только интермедиаты, но и энергетические эквиваленты (НАД(Ф)Н и АТФ) фотосинтетического происхождения могут использоваться на общеклеточные, а не только хлоропластные нужды (Heldt, 1969; Heber, 1974; Семихатова, Заленский, 1982).

Фотосинтез и дыхание по своей сути являются процессами, обеспечивающими материально-энергетическую основу жизнедеятельности растений. Так как и фотосинтез, и дыхание способны поставлять необходимые для роста и поддержания растительных клеток АТФ, НАД(Ф)Н и метаболиты, то вероятней всего, что эти процессы тесно взаимодействуют.

Существует обширная литература по проблемам взаимосвязи фотосинтеза и дыхания (Graham, Chapman, 1979; Graham, 1980; Филлипова и др., 1989; Krömer, 1995). Представления об этой взаимосвязи значительно менялись: от отрицания самой возможности дыхания на свету во время фотосинтеза (Заленский, 1957; Heber, 1974) до активации дыхания светом (Мурей, 1984а; Чмора и др., 1992; Рост и газообмен CO_2 ., 1993).

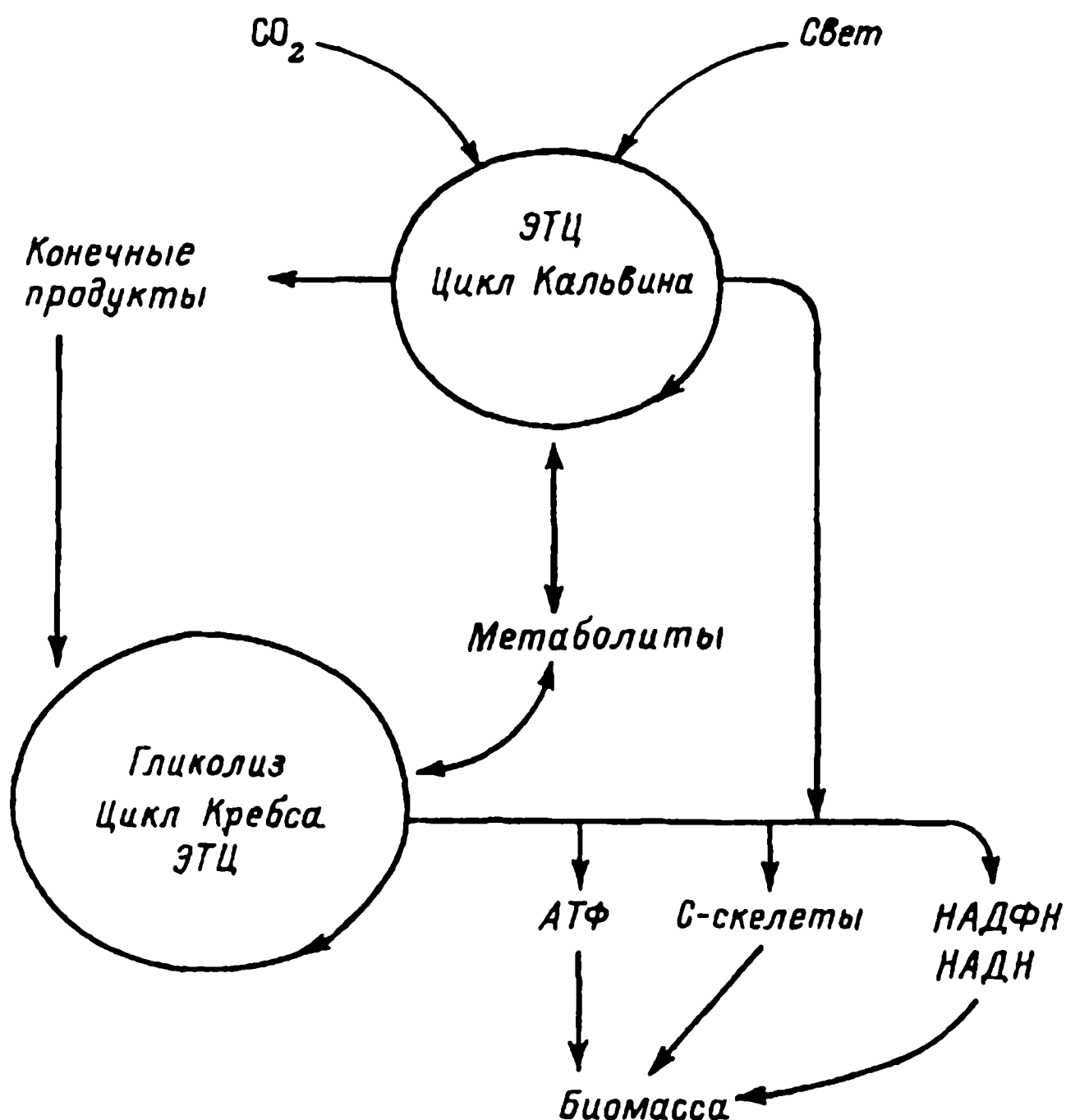


Рис. 5. Роль фотосинтеза и дыхания в обеспечении клеточных биосинтезов С-скелетами и энергией.

Fig. 5. Role of photosynthesis and respiration in providing cell biosynthesis with C-skeletons and energy.

Прямые определения скорости дыхания зеленых тканей на свету по поглощению CO_2 представляют собой сложную задачу, так как газообмен включает в себя ряд взаимосвязных компонентов (фотосинтез, дыхание, фотодыхание), а фотосинтез, как процесс более интенсивный, маскирует дыхательный газообмен путем реассимиляции дыхательного CO_2 , образующегося в цикле Кребса. Кислородный обмен на свету является результирующей выделения O_2 при фотосинтезе (фоторазложение H_2O), потребления O_2 в оксигеназной реакции рибулезобифосфат карбоксилазы/оксигеназы, в реакции Меллера (восстановление O_2 до H_2O_2 электронами из фотосинтетической электрон-транспортной цепи с последующим превращением H_2O_2 в H_2O по аскорбат-пероксидазному пути) и в митохондриальном дыхании с участием цитохромоксидазы и оксидазы альтернативного цианидустойчивого пути. Кроме того, в цитоплазме клеток функционируют системы окисления с участием оксидаз (полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза и др.) и оксигеназ (например, цитохром Р-450), которые используют O_2 в качестве конечного акцептора электронов.

Для разделения компонентов газообмена разные авторы использовали множество методических приемов: варьировали освещенность, концентрацию CO_2 и O_2 в окружающей среде, применяли ингибиторы отдельных реакций, экзогенные субстраты и меченый углерод. Анализ проблемы с рассмотрением результатов экспериментальных работ и ограничений используемых методов дан в ряде обзоров (Chapman, Graham, 1974; Graham, Chapman, 1979; Graham, 1980; Gardeström, Edwards, 1985; Raghavendra et al., 1994; Krömer, 1995). Скорость митохондриального дыхания, измеренная как выделение CO_2 из цикла Кребса или потребление O_2 в дыхательной электрон-транспортной цепи, на свету варьировала от 30 до 100 % от дыхательной способности в темноте. Окислительное фосфорилирование наблюдалось на свету, и митохондриальный АТФ использовался для синтеза сахарозы в цитозоле. Цикл Кребса на свету может функционировать анаэробно и восстановитель (НАД(Ф)Н) фотосинтетического происхождения окисляться в электрон-транспортной цепи митохондрий. До 50 % восстановительных эквивалентов при помощи малат-оксаладного челнока экспортируются из митохондрий и могут быть использованы для восстановления нитратов в цитозоле и/или гидроксипирувата в пероксидах у многих видов растений.

Важным является и тот факт, что не только дыхание зависит от фотосинтеза, но и фотосинтетическая активность зависит от митохондриальной электрон-транспортной цепи (Raghavendra et al., 1994). Как метаболический акцептор восстановленного углерода, дыхание способствует поддержанию высокой активности фотосинтеза. Имеются данные, что дыхание защищает фотосинтез от фотоингибирования, отвлекая в окислительную электрон-транспортную сеть избыток редокс-эквивалентов из электрон-транспортной цепи хлоропластов (Saradedevi, Raghavendra, 1992).

Следует иметь в виду, что эффекты фотосинтеза на темновое митохондриальное дыхание касаются в основном зеленых клеток (Singh, Naik, 1984) и в лучшем случае могут быть отнесены к листовой пластине, где автотрофные клетки превышают по количеству клетки гетеротрофные. Сложнее определить, как фотосинтез и дыхание сопряжены на организменном уровне. Основная проблема заключается в том, что зоны роста, где наблюдается наиболее интенсивная метаболическая активность (потребление в биосинтезах метаболитов, восстановителя и АТФ), как правило, удалены от донорных листьев. Существование в растениях временных фондов ассимилятов также предполагает участие дыхания при их использовании (Головко, 1998).

Вопрос о возможном непосредственном участии фотосинтеза в росте и поддержании жизнедеятельности имеет не только теоретическое, но и практическое значение для понимания продукционного процесса и оптимизации дыхания. По мнению О. А. Семихатовой (Семихатова, 1980; Семихатова, Заленский, 1982), непосредственное участие фотосинтеза в процессах роста и поддержания

путем обеспечения их интермедиатами и энергией должно проявляться при подсчетах баланса углерода и энергии в растении. Однако такие подсчеты весьма сложны и включают в себя множество допущений. Даже тот факт, что коэффициент CO_2/C (показывает количество выделившегося CO_2 при включении единицы C в биомассу) у цветковых растений и у водорослей был ниже при фототрофном росте, чем при гетеротрофном (Raven, 1976), не может быть полностью отнесен за счет использования в росте интермедиатов и энергетических эквивалентов, генерируемых непосредственно в фотосинтезе.

F. W. T. Penning de Vries с соавт. (1974) рассчитали потребности роста высших растений исходя из того, что C -скелеты, восстановитель и АТФ вводятся в метаболизм с органическим субстратом (глюкоза), а роль дыхания состоит в обеспечении энергетическими эквивалентами трансформации субстрата в биомассу за счет полного окисления части субстрата. Таким способом теоретически была найдена цена гетеротрофного роста, и, как будет показано в главе 4, она оказалась близкой к фактически измеренным величинам. Эти результаты могут служить косвенным доказательством того, что дыхание сопряжено с ростом теснее, чем фотосинтез, и, следовательно, оно не может существенно ингибироваться на свету фотосинтезом. Более того, имеются данные, которые получены на целых, интенсивно растущих растениях в условиях steady-state фотосинтеза, свидетельствующие о том, что на свету скорость дыхания выше за счет листьев (Мурей, Величков, 1981; Мурей, 1984а, 1984б, 1984в). Предполагается, что в листьях функционирует дополнительный тип обмена, необходимый для синтеза экспортных форм ассимилятов из продуктов текущего фотосинтеза. Возможно, что это дыхание связано с синтезом сахарозы в цитозоле (см. рис. 5) и/или обусловлено окислением в митохондриях фотодыхательных интермедиатов. Его доля составляет 40—45 % от общего дыхания, или 25 % от gross-фотосинтеза растения (Мурей, Рахманкулова, 1990).

2.4. Дыхание и тепловыделение

Растительные клетки используют энергию света для накачки ионов H^+ внутрь тилакоидов хлоропластов. Ионы H^+ выходят из тилакоидов с образованием АТФ, который расходуется на синтез энергетически богатых органических молекул. Клетки накапливают энергию в виде органических молекул и трансформируют ее в доступные для использования формы (АТФ, $\Delta\mu_{\text{H}^+}$) при дыхании. Часть химической энергии при этом выделяется в виде тепла. Теплота является одним из конечных продуктов дыхания (Джеймс, 1956). Показано, что свыше 90 % метаболического тепла, генерируемого клетками, образуется при восстановлении O_2 в митохондриях (Norpin, 1991). Поэтому тепловыделение может служить

мерой скорости окислительных реакций дыхательных путей (Hansen et al., 1997).

Растительные ткани сильно отличаются по скорости выделения тепла. Например, молодые растущие листья дышат интенсивнее и, следовательно, выделяют в расчете на единицу массы и времени больше тепла в окружающую среду, чем полностью сформировавшиеся (Джеймс, 1956). В работе R. S. Criddle с соавт. (1991) приводятся данные о том, что у *Sequoia sempervirens* хвоя текущего года в 3—6 раз превышала по скорости тепловыделения двухлетнюю хвою, а термогенные ткани початка *Sauromatum guttatum* на определенных стадиях цветения выделяли в 500—1000 раз больше тепла, чем все другие исследованные растительные ткани.

О. А. Семихатовой (1990) проанализирована общая схема превращения энергии и выделения тепла, генерируемого в дыхании. Важным этапом запасания энергии при дыхательных превращениях субстрата является образование электрохимического потенциала $\Delta\mu_{H^+}$, который служит движущей силой разных энергозависимых процессов (Скулачев, 1989, 1997). Считается, что на этапе образования $\Delta\mu_{H^+}$ рассеивается в виде тепла около 10 % энергии, заключенной в дыхательном субстрате. Еще 20 % химической энергии переходит в тепло на этапе синтеза АТФ. АТФ необходим клетке для различных биосинтезов, но большая его часть расходуется на синтез белка (Penning de Vries et al., 1974). Для образования одной пептидной связи затрачивается не менее 3 моль АТФ, при гидролизе которых высвобождается энергия, эквивалентная 22 ккал. Так как стандартная энергия гидролиза пептидной связи равна 5 ккал, можно считать, что в биомассе запасается только 20 % энергии, потраченной на синтез белка. Для включения каждого углеводного мономера в полимер затрачивается 2 моль АТФ, расщепление же связи между мономерами дает 5 ккал/моль. Следовательно, и при синтезе полисахаридов значительная часть (более 70 %) энергии превращается в тепло.

По мнению О. А. Семихатовой (1990), подобные расчеты справедливы также для оценки выделения тепла дыхательного происхождения в завершивших рост тканях и органах, поскольку основная биосинтетическая работа в них связана с возмещением деградирующих структур (белки-ферменты, нуклеиновые кислоты, липиды мембран) (Penning de Vries, 1975a).

Общий итог весьма приближенных расчетов показал, что даже в синтезируемой *de novo* биомассе запасается не более 20 % химической энергии, освобождаемой при дыхании (окислении дыхательного субстрата). Существенная часть энергии превращается в тепло.

Образование тепла при дыхании нельзя рассматривать как бесполезную потерю энергии дыхательного субстрата. В соответствии с законами термодинамики и биоэнергетики каждое изменение внутренней энергии (энтальпии) имеет две компоненты, одна из которых (свободная энтальпия) может производить работу, а вторая (энтропия) — не может ее производить. Поэтому, чтобы жить

(производить работу), клетка, как открытая система, должна постоянно продуцировать и свободную энергию, и энтропию, а следовательно, получать больше энергии, чем она может запасти.

Энергия, выделяемая в виде тепла, может быть измерена калориметрически.

На первых этапах калориметрическое изучение дыхания заключалось в измерении тепловыделения (Q) объекта за определенный период и сопоставлении величины (Q) с количеством энергии (E), освобождаемой в дыхании. Теоретические расчеты (Wohl, James, 1942) и экспериментальные определения (Жолкевич и др., 1964) показали, что у зрелых тканей и органов величина соотношения Q/E практически равна единице (цит. по: Семихатова, 1967). Это означает, что количество энергии дыхания, утилизированное (запасенное) растением, очень мало. Величину меньше единицы чаще всего имели молодые растущие ткани, но нередко и они показывали $Q \geq E$. Анализируя источники теплопродукции в растений, В. Н. Жолкевич (1963) отмечал, что измеренное калориметрически тепловыделение объекта наряду с рассеиваемой в виде тепла энергией дыхания включает в себя и другие экзотермические процессы жизнедеятельности (распад деградирующих структур, рекомбинация свободных радикалов и др.). Кроме того, следует указать и на методические проблемы, с которыми сталкивались исследователи: несовершенство первых моделей калориметров, невозможность одновременного калориметрического измерения Q и E у одного и того же объекта, расчет E из скорости дыхания, определяемого по выделению CO_2 или поглощению O_2 .

В последнее время с усовершенствованием калориметрической техники стали возможны более тонкие эксперименты по изучению дыхания и тепловыделения растительных объектов (Criddle et al., 1991; Fontana et al., 1995; Hansen et al., 1998a). Разработана термодинамическая модель, связывающая рост с дыханием и тепловыделением (Hansen et al., 1994, 1996, 1997, 1998b).

В терминах энергии скорость роста (R_{SG}) пропорциональна разнице между величинами двух параметров, характеризующих дыхание — скоростью выделения тепла (q) и константой, умноженной на скорость выделения CO_2 ($455 R_{CO_2}$):

$$R_{SG}\Delta H_B = 455 R_{CO_2} - q.$$

В этом уравнении скорость роста дана как скорость запасаения химической энергии в структурной биомассе ($R_{SG}\Delta H_B$); ΔH_B — изменение общей энтальпии для включения 1 моля углерода субстрата в 1 моль C биомассы; константа характеризует величину теплоты сгорания органических соединений (углеводов) в расчете на 1 моль O_2 .

Согласно модели, скорость роста пропорциональна общей скорости снабжения энергией из дыхания ($455 R_{CO_2}$) минус общая скорость потери энергии дыхания в среду (скорость тепловыделе-

ния, q). Чем $455 R_{CO_2}$ больше q , тем выше скорость роста. Когда q превышает $455 R_{CO_2}$, удельная скорость роста становится отрицательной. Это означает, что рост прекращается.

Определение скорости роста как скорости накопления потенциальной энергии — не совсем новая идея. В свое время И. И. Шмальгаузен определил рост как увеличение биомассы, связанное с возрастанием количества свободной энергии, которую клетка может использовать для выполнения химической, осмотической и механической работы (цит. по: Ждан-Пушкина, 1983).

В работе R. S. Criddle с соавт. (1997) модель, связывающая скорость роста с показателями дыхания (скоростью тепловыделения и скоростью выделения CO_2), была использована для описания эффектов температуры на рост растений *Lycopersicon esculentum* и *Brassica oleracea*. Изученные виды имели сильно отличающиеся температурные зависимости R_{CO_2} и q , а следовательно, q / R_{CO_2} . Величина q возрастала почти экспоненциально с увеличением температуры, тогда как R_{CO_2} заметно снижалась при повышенных температурах, особенно у *B. oleracea*. Максимальная величина R_{CO_2} у *B. oleracea* находилась при 15—16, у *L. esculentum* — при 21—22 °C. Величина соотношения q / R_{CO_2} у капусты была низкой в области 7—20 °C (с минимумом при 16 °C) и резко возрастала при дальнейшем повышении температуры. Отсюда скорость роста была положительной, но низкой при температуре около 0, достигала максимума при 16 и снижалась вплоть до отрицательных значений при температурах выше 21 °C, где $455 R_{CO_2} < q$.

У томата $455 R_{CO_2} < q$ было отмечено при температурах ниже 12 и выше 38 °C. В области температур, где $455 R_{CO_2} < q$, рост томатов ингибирован. По мере повышения температуры от 12 до 20 °C величина $455 R_{CO_2}$ становилась все больше q , а величина q / R_{CO_2} снижалась, указывая на увеличение эффективности включения углерода субстрата в углерод биомассы. В диапазоне температуры от 20 до 35 °C величина q / R_{CO_2} возрастала, указывая на снижение скорости и эффективности роста.

Полученные данные хорошо согласуются с представлениями о чувствительности роста к температуре у холодостойкого вида *B. oleracea* и теплолюбивого — *L. esculentum*, доказывая тем самым возможность использования физиологических параметров дыхания для оценки скорости роста. Тот факт, что реакции скорости роста и параметров дыхания, определяющих рост, на температуру закреплены наследственно, позволяет использовать дыхание как критерий при отборе и селекции растений. В опытах с *Eucalyp- tus* удалось выделить генотипы с наилучшим сочетанием метаболических параметров (q , R_{CO_2} , q / R_{CO_2}), оптимальных для роста в локальных климатических условиях Калифорнии (Aneconda et al., 1994; Criddle et al., 1995). Этот способ был успешно применен для отбора сортов томата, салата, кукурузы и клонов тополя (Hansen et al., 1998b).

Таким образом, тепловыделение как показатель скорости и конечный продукт дыхания отражает также состояние и направленность общего метаболизма растений.

Заключение. Дыхание является центральным звеном массо- и энергообмена растений, обеспечивающим их функционирование как открытой системы. Биологическая роль дыхания состоит в генерации из субстратов энергии и метаболитов, необходимых для синтезов *de novo*, поддержания целостности и упорядоченности клеточных структур, внутриклеточного движения, градиентов ряда веществ и ионов на мембранах.

Дыхание осуществляется во всех живых клетках и тканях, взаимодействуя с другими функциями и процессами. Оно присутствует и в зеленых клетках на свету. Множественность дыхательных путей, сложная организация и регуляция дыхательной сети, возникшие и закрепившиеся в ходе биологической эволюции, обеспечивают приспособление растительных организмов в постоянно меняющихся условиях среды.

3. Дыхательный газообмен растений

Газообмен (поглощение O_2 и выделение CO_2) является одним из внешних проявлений дыхательной функции растений. Он может характеризоваться несколькими показателями (Джеймс, 1956; Семихатова, 1968). В целях сопоставления растений и их органов по дыхательной активности чаще всего используют так называемую дыхательную способность (ДС). В русскоязычную научную литературу этот показатель был введен и обоснован О. А. Семихатовой (1968). Дыхательная способность — это скорость дыхания, измеренная при стандартной, близкой к оптимальной для роста температуре и постоянстве остальных условий. В иностранной литературе аналогичный показатель обычно называют «специфическая» или «удельная активность дыхания» (Amthor, 1989). В последнее время чаще встречается термин «скорость дыхания», используемый с учетом температуры, при которой проводятся измерения. Скорость дыхания выражают в единицах поглощения O_2 или выделения CO_2 и относят к единице сухой (сырой) массы или белка (белкового или общего азота) и единице времени.

В зависимости от целей и задач исследования, а нередко и материальной базы экспериментатора, для определения скорости газообмена используют различные методы: от манометрического до инфракрасной спектроскопии и полярографии (Вознесенский и др., 1965; Семихатова, Чулановская, 1965; Куперман, Бочков, 1972; Зеленский, 1986). Во многих случаях применяют разрезанные органы и отдельные части растений. Вопрос о влиянии отрезания органов на интенсивность дыхания был предметом многочисленных специальных исследований, особенно в раннем периоде экспериментального изучения газообмена растений (McLean, 1920; Иванов,

Коссович, 1930; Bauer, 1935; Alten, Goeze, 1938; Simonis, 1941; Бриллиант, 1949; Hellebust, Bidwell, 1964; Малкина и др., 1970). Хотя бóльшая часть из перечисленных работ касалась влияния срезания листьев и веток на их фотосинтез, найденные закономерности могут быть отнесены к дыханию, так как процесс дыхания гораздо менее чувствителен к различным воздействиям, чем фотосинтез. Установлено, что при соблюдении определенных условий работы интактные и срезанные листья существенно не отличаются по интенсивности дыхания. Более того, у срезанного листа сохраняются те же характерные изменения газообмена, которые отмечаются в природной обстановке на не отделенных от растений листьях в результате последействия внешних факторов. Однако срезание листа, не влияя на характер изменения дыхания, может увеличивать темп этих изменений (Джеймс, 1956). Поэтому нужно изучать динамику дыхания растительных образцов в течение достаточно длительного периода, чтобы установить, когда имеет место снижение ее интенсивности (Семихатова, 1959). Такие определения, проводимые рядом исследователей, показали, что отклонения от начальной величины при оптимальных условиях в эксперименте отмечаются лишь после длительного промежутка времени (Джеймс, 1956; Dvorkova-Hladka, 1964).

Влияние срезания на дыхание было подвергнуто подробному исследованию на ряде объектов И. А. Куперманом и Е. В. Хитрово (1977). В прибор для измерения дыхания (Куперман, Бочков, 1972) помещали либо целые растения (с корнями), либо растения, разрезанные на части. Авторам удалось показать, что интенсивность дыхания разрезанного на части растения в течение нескольких часов была такой же, как у целого растения.

С большими трудностями сопряжена оценка интенсивности дыхания корней растений, выращиваемых в полевых условиях (Osman, 1971; Якшина, 1974; Наумов, 1981). Выкапывание и отмывка корневой системы от почвы неизбежно приводят к потере части молодых, активно дышащих корней. Кроме того, при многих способах определения дыхания корни находятся в необычных для них условиях среды: иной состав воздуха, иная влажность, лишение почвенного питания и т. д. Длительное время изменения в газообмене отрезанного корня объясняли раневым дыханием и нарушением среды обитания. Затем было показано, что взаимосвязь дыхания корней с метаболизмом надземной части растений, которая нарушается при их отчуждении, является более важным фактором (Huck et al., 1962; Малкина и др., 1970; Osman, 1971b; Szaniawski, Adams, 1974; Farrar, 1981, 1985a). В этом, по-видимому, заключается одна из основных причин отмеченного рядом исследователей (Koster, 1963; Якшина, 1966) понижения дыхания у отделенных корней травянистых и древесных растений. Ф. Т. Ledig с соавт. (1976) сравнили величину интенсивности дыхания корней молодых сеянцев *Pinus rigida*, найденную путем расчетов из скорости газообмена и скорости нетто-ассимиляции, с экспериментальными данными

других авторов. Оказалось, что сравниваемые величины находились в одних и тех же пределах. Очень слабо реагировали на отделение также корни пшеницы (Куперман, Хитрово, 1977) и корни растений фасоли (Austin, McLeen, 1972).

Результаты анализа имеющихся в литературе сведений о влиянии отрезания на газообмен различных органов растений позволяют заключить, что дыхание надземных органов изменяется мало, если во время определений поддерживаются оптимальный температурный и водный режим, а длительность опытов не превышает нескольких часов (1—3 ч). Сведения, касающиеся дыхания корней, позволяют полагать, что эффекты влияния отрезания корня на дыхание все же не столь велики, как этого можно было бы ожидать.

Особые проблемы возникают при измерении интенсивности дыхания крупных и плотных плодов, клубней, корнеплодов, у которых разрезание и нарушение целостности приводит к изменению условий диффузии газов. Кроме того, обширная раневая поверхность сочных плодов быстро заселяется микроорганизмами, а в цитоплазме разрушенных клеток могут активизироваться окислительные процессы с участием полифенолоксидазы и других немитохондриальных ферментов.

Чаще всего о дыхательной способности растений судят по скорости дыхания их листьев. В целом дыхание зрелых активно фотосинтезирующих листьев, измеренное при 18—22 °С, обычно не превышает 10—20 % от скорости видимого поглощения CO₂ на свету. Абсолютные же значения дыхательной способности зависят от вида и возраста растений, а также от условий произрастания. Видимо, культурные растения превосходят дикорастущие по дыхательной способности, но среди тех и других имеются и интенсивно-, и слабодышащие виды.

Хотя определения дыхательной способности разных растений проводятся давно и исследовано достаточное количество видов, в литературе приводятся разрозненные данные, а аналитические сводки и обзоры этих данных единичны (Захарьянц и др., 1971; Тодария, 1987; Семихатова, Николаева, 1996).

Несколько бóльшая определенность существует относительно фотосинтетической способности, поскольку именно этот показатель долгое время пытались использовать в качестве критерия и показателя продуктивности растений. Генотипические различия в скорости нетто-фотосинтеза были выявлены у многих травянистых и древесных культур. Показательны в этом отношении результаты, полученные у видов рода *Populus* (Huber, Polster, 1955; Ceulemans, 1989). Высокопродуктивные виды, и особенно гибриды, отличались повышенной по сравнению с другими древесными растениями максимальной фотосинтетической способностью листьев.

В работе О. А. Семихатовой и М. Г. Николаевой (1996) были собраны опубликованные в разных источниках данные о дыхательной способности (ДС) более чем 400 видов, относящихся к

ТАБЛИЦА 1

Скорость дыхания зрелых листьев культурных растений в фазу бутонизации—цветения, мг CO_2 /г сухой массы · ч (при 20 °С)

Вид	Культура (сорт)	Скорость дыхания
<i>Vicia faba</i> L.	Бобы (Уладовские)	5.3 ± 0.6
<i>Trifolium pratense</i> L.	Клевер красный (Печорский улучшенный)	3.8 ± 0.4
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	Райграс однолетний (Московский-74)	2.6 ± 0.2
<i>Avena sativa</i> L.	Овес (Надежный)	2.8 ± 0.3
<i>Solanum tuberosum</i> L.	Картофель (Идеал)	4.1 ± 0.2
	(Приекульский ранний)	3.5 ± 0.3
	(Шарташский)	4.6 ± 0.5
	(Искра)	3.7 ± 0.4

213 родам и 60 семействам, дикорастущих растений различных регионов Евразии. Установлено, что для ряда семейств (например, *Fabaceae*, *Boraginaceae*, *Polygonaceae*, *Brassicaceae*) характерно большое число видов со сравнительно высокими величинами дыхательной способности (0.8—1.4 мг CO_2 /г сухой массы · ч) листьев в фазу цветения растений. Однако в целом связь ДС с принадлежностью вида к определенному семейству не была четкой: во всех семействах присутствовали виды с низкой и высокой дыхательной активностью. Вместе с тем многие виды одного рода имели сходные величины ДС. Это может свидетельствовать о наследственной закреплённости ДС у родственно близких видов. В работе также приведены списки видов, произрастающих в конкретных условиях, со сходными и различающимися величинами дыхательной способности. Виды рода *Artemisia* и *Astragalus* отличались подвижным метаболизмом, тогда как виды рода *Allium*, обитающие в разных условиях, были близки по дыхательной способности, что, по мнению авторов, свидетельствует о консерватизме их метаболизма.

Нами (Головко, 1975, 1978а, 1982, 1984, 1985а, 1987) получены данные о величине дыхательной способности культурных растений, возделываемых в условиях холодного климата. Зрелые функционально активные листья (средний и верхний ярусы) растений, выращиваемых в подзоне средней тайги (61°67' с. ш.), дышали сравнительно интенсивно (табл. 1). Наибольшей дыхательной способностью (3.5—5.3 мг CO_2 /г сухой массы · ч, при 20 °С) отличались бобовые и картофель. Сорта картофеля не показывали достоверных различий по величине ДС листьев. Дыхательная активность

листовых пластинок однолетних и многолетних кормовых злаков в фазу цветения не превышала 3 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы · ч.

Примерно такой же порядок величин был отмечен для яровых пшениц (2.5—3.5 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы · ч), горохов, люцерны и сои (4.7—6.3 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы · ч) на Украине (Голик, 1990).

В целом наши определения и имеющиеся в литературе сведения (Tanaka, 1972; Wilson, 1975; Куперман, Хитрово, 1977; Костюк, 1978; Farrar, 1980; Moser et al., 1982; Наумов, 1988; Winzeler et al., 1988; Голик, 1990) показывают, что культурные растения по сравнению с дикорастущими отличаются более высокой дыхательной активностью. И это неудивительно. В процессе введения в культуру, длительного отбора и селекции современные сорта культурных растений приобрели свойства, которые отдалили их от предков. Важнейшим морфофизиологическим признаком культурных растений является гипертрофированное развитие хозяйственно ценных органов. Повышение емкости запасающих органов сопровождалось увеличением транспорта ассимилятов и необходимых метаболитов, что в свою очередь могло по принципу обратной связи стимулировать фотосинтетическую (за счет увеличения листовой поверхности и/или фотосинтеза единицы листовой поверхности) и дыхательную функции. Это предопределило облик культурных растений: мощный габитус, темно-зеленая окраска, крупноплодность (Evans, Dunstone, 1970).

3.1. Онтогенетические изменения дыхания растений и их органов

В развитии высших растений выделяют 4 этапа: эмбриональный, ювенильный (молодость), репродуктивный (зрелость), старость.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений охватывает развитие зародыша от зачатия до созревания семени включительно. Ювенильный этап начинается с прорастания семян или органов вегетативного размножения. Этап молодости характеризуется формированием вегетативных органов, увеличением числа метамеров и накоплением вегетативной массы. Продолжительность этого этапа зависит от вида и условий произрастания. На этапе зрелости и размножения растение характеризуется наибольшей жизнеспособностью. Оно сформировало вегетативную массу и листовую поверхность, достаточную для обеспечения роста и развития гетеротрофных органов, цветков, семян и плодов. Этап старости и отмирания включает в себя период от полного прекращения плодоношения до естественной смерти организма. Это период прогрессирующего ослабления жизнеспособности.

Отличительной особенностью и фундаментальным свойством растительного организма является способность к постоянному росту. Растения в отличие от животных (которые растут только в периоды эмбриогенеза и молодости) растут практически до самой

смерти. В верхушке побега и кончике корня в течение всей жизни функционируют апикальные меристемы, сформированные при развитии зародыша (Полевой, Саламатова, 1991). В апексах побега и корня постоянно образуются новые клетки. Благодаря специфическому для растений росту растяжением эти клетки затем удлиняются. В основе роста лежит увеличение числа и размеров клеток, сопровождаемое их дифференциацией. По Д. А. Сабинину (1955), рост не является чисто количественным процессом. Это необратимое увеличение объема, массы растения, сопровождаемое новообразованием элементов структуры организма. Под элементами структуры понимают органы, ткани, клетки, а также субклеточные структуры. Качественные изменения в новообразовании элементов структуры, возникающие в процессе онтогенеза, называют развитием.

Большая кривая роста растения, метамера, органа (Обручева, Ковалев, 1979) имеет общий S-образный характер и включает 4 фазы: лаг-фазу (начальная фаза скрытого роста), лог-фазу (фаза интенсивного линейного роста), фазу замедленного роста, стационарную фазу. На начальной фазе происходит образование ДНК и РНК, синтезируются новые белки — ферменты, фитогормоны. В фазу интенсивного роста осуществляется растяжение клеток, появляются новые ткани и органы, происходит увеличение их размеров. Фаза замедленного роста характеризуется накоплением ингибиторов, увеличением затрат на поддержание за счет превышения скорости деградации над скоростью синтезов *de novo*. В стационарную фазу начинают проявляться признаки старения (снижения общей метаболической активности).

Растения растут отдельными локальными зонами — меристемами, в которых клетки активно делятся. В меристемах происходит образование зачатков органов и первоначальное разделение их на ткани. Здесь наблюдается интенсивный синтез генетического материала (РНК, ДНК), образование клеточных структур. В растениях различают 3 типа меристем: апикальные, латеральные и интеркалярные. Апикальные меристемы локализуются вблизи кончиков побегов и корней. Они продуцируют первичные ткани и обеспечивают первичный рост (удлинение) корней и побегов. Растения за счет первичного роста обеспечивают себя ресурсами среды (вода, элементы минерального питания, свет). Латеральные меристемы локализуются в субапикальной зоне и обеспечивают вторичный рост (рост в толщину), образуя вторичную ксилему и флоэму. Интеркалярные меристемы локализуются между зрелыми тканями, у трав — чаще всего в основании почек. Это позволяет растениям регенерировать части, удаленные при скашивании или стравливании.

Наличие различных типов меристем, их активность во многом определяют разницу в скорости роста отдельных частей растений и в пределах одного органа, а следовательно, и их дыхательную активность. Это выражается в наличии в растениях дыхательных градиентов, на что указывали многие авторы (Kidd et al., 1921;

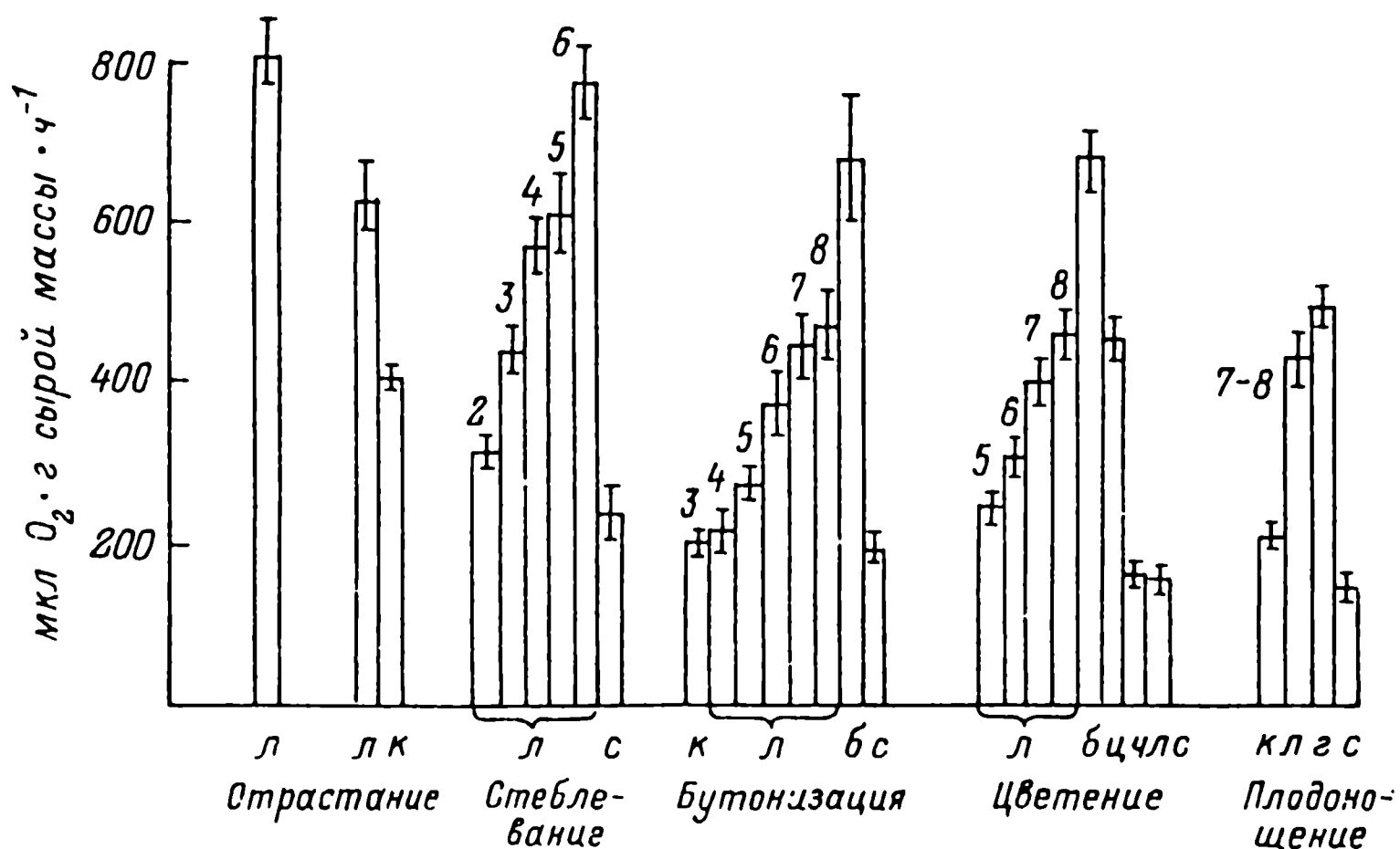


Рис. 6. Изменение скорости дыхания (при 20 °С) органов *Trifolium pratense* L. второго года жизни по мере развития растений.

л — листья, чл — черешки листьев, к — корни, с — стебли, б — бутоны, ц — цветки, г — головки; цифрами обозначены номера листьев, считая от основания побега.

Fig. 6. Ontogenetical changes of the respiration rate ($\mu\text{l O}_2/\text{g FW}$ per hour at 20 °С) of different organs of *Trifolium pratense* L. second-year plants.

Leaves (л), leaf petals (чл), roots (к), stems (с), buds (б), flowers (ц), clover heads (г). Figures indicate leaf numbers, beginning from the base of shoot.

Джеймс, 1956; Amthor, 1989). В ряде работ приведены градиенты дыхательной активности в растениях на разных этапах их роста и развития (Eliasson, 1955; Куперман, Хитрово, 1977; Головки, 1978а; Constable, Rawson, 1980; Головки и др., 1985). Полученные данные указывают на то, что листья разных ярусов могут сильно различаться по дыхательной активности: скорость дыхания снижается от верхушки побега к основанию в несколько раз. Например, у клевера красного листья разных ярусов отличались по ДС наиболее сильно (в 2.5 раза) в конце периода вегетативного роста растений и в фазу бутонизации (рис. 6). Бутоны превышали по дыхательной активности цветущие головки, а корни дышали слабее надземной части.

Скорость дыхания целого растения определяется соотношением дыхательной активности его различных частей и органов. В табл. 2 приведены наши данные по дыхательной способности органов *Lolium multiflorum*. Как и следовало ожидать, наибольшей дыхательной способностью обладали органы молодых растений на ранних этапах онтогенеза. В период от всходов до кущения интенсивность дыхания листовых пластинок и стеблей с влагалищами составляла 6—3.5 мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. К началу колошения скорость выделения CO_2 в листьях снижалась примерно вдвое. Однако и во второй половине вегетации листья сохраняли сравнительно высо-

ТАБЛИЦА 2

Скорость дыхания органов *Lolium multiflorum* на разных этапах роста и развития растений, мг CO₂/г сухой массы · ч (при 20 °C)

Фенофаза (дни от всходов)	Листья	Стебли	Корни	Колосья
Всходы	4.53 ± 0.30*	—	—	—
Появление третьего листа (9)	6.24 ± 0.13*	—	—	—
Кущение (16)	3.51 ± 0.25	4.53 ± 0.35	1.49 ± 0.14	—
Выход в трубку (25)	2.25 ± 0.20	3.22 ± 0.17	1.22 ± 0.02	—
Колошение (37)	2.42 ± 0.07	2.03 ± 0.10	0.99 ± 0.07	4.00 ± 0.09
Цветение (51)	2.98 ± 0.44	0.93 ± 0.24	0.50 ± 0.17	2.68 ± 0.06
Молочная спелость (65)	2.43 ± 0.08	0.63 ± 0.05	0.56 ± 0.08	1.55 ± 0.08

* — целое растение.

кую дыхательную активность. Проба стеблей включала в себя также влагилица листьев. У молодых растений доля стеблей в общей биомассе была невелика, при этом содержала зоны роста как стеблей, так и листьев. Поэтому до начала колошения стебли показывали высокую дыхательную способность. Во второй половине вегетации биомасса стеблей была представлена в основном механическими тканями, характеризующимися низкой метаболической активностью. Меристематические ткани составляли лишь незначительную часть от общей массы стеблей. Поэтому скорость выделения CO₂ в этих органах сильно снижалась и в фазу молочной спелости была в 7 раз ниже, чем в фазу кущения. Определение скорости выделения CO₂ в корнях райграса показало, что они дышат в 2—3 раза менее интенсивно по сравнению с надземными органами. В онтогенезе дыхательная способность корней снижалась. По-видимому, это связано как со снижением скорости роста самого корня, так и с уменьшением интенсивности поглощения минеральных элементов после перехода растений к репродукции (Якушев и др., 1987).

Онтогенетическая динамика интенсивности дыхания целого растения, интегрирующая вклад отдельных органов райграса, представляла кривую с максимумом в начале кущения (рис. 7). В первые дни развития растений при прорастании семян наблюдали подъем дыхания. Возможно, скорость дыхания проростка (с момента появления всходов до завершения роста первого листа) ограничена очень малым запасом питательных веществ в семени и незрелостью митохондрий. В период 11—15 дней от появления всходов отмечали пик дыхательной активности. В это время сухая масса растения составляла менее 0.1 г, поэтому была существенной доля меристематических тканей в общей биомассе (формировались новые листья, активно протекали процессы синтеза структурной биомас-

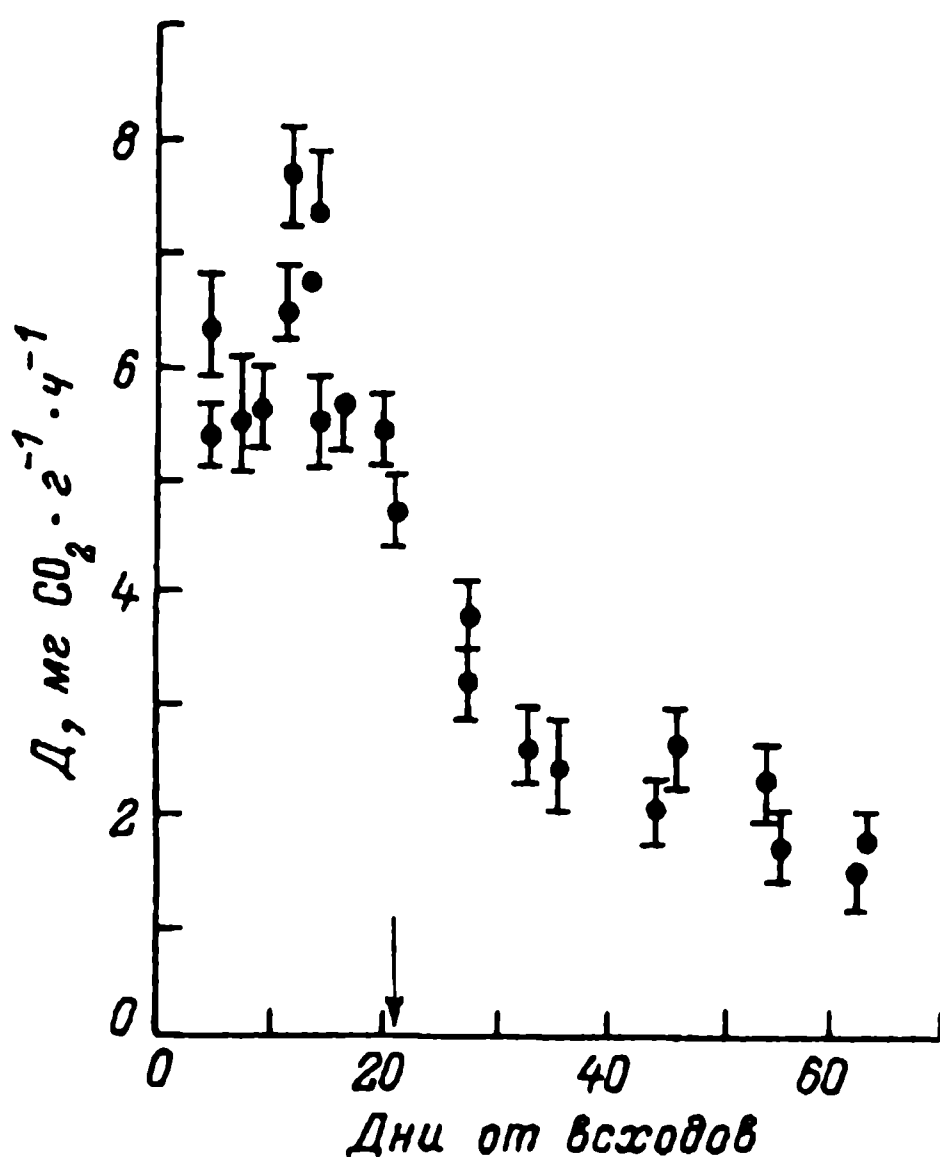


Рис. 7. Онтогенетические изменения скорости дыхания (при 20 °С) целых растений *Lolium multiflorum* Lam. Стрелкой показано начало фазы колошения.

Fig. 7. Onthogenetical changes of the respiration rate ($\mu\text{g CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °С) of whole plants of *Lolium multiflorum* Lam. Arrow indicates the beginning of earing.

сы и образования органелл в клетках). Содержание белка в проростках достигало 30 % от сухой биомассы.

Быстрое снижение дыхания растений после начала кущения и до колошения (период 20—40 дней от всходов) сопровождалось интенсивным накоплением вегетативной массы, формированием листовой поверхности и соответственно уменьшением доли меристематических тканей в общей биомассе. К началу колошения растения имели в основном зрелые листья, дыхание которых было вдвое ниже, чем у молодых (см. табл. 2). Стебли с хорошо сформированной проводящей системой и высоким содержанием механических тканей характеризовались низкой метаболической активностью. Кроме того, в этот период происходило отложение запасных углеводов в паренхимных тканях стебля, которое не требовало больших дыхательных затрат (Головко, 1998). В период созревания семян дыхание целого растения изменялось мало и составляло 2—3 мг $\text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$. Можно заключить, что характер онтогенетического хода дыхания целого растения определяется главным образом внутренними факторами и является функцией эпи- и морфогенеза.

Поэтому изучение онтогенетического хода дыхания органов дает возможность составить обобщенное представление об основ-

ных градиентах и закономерностях дыхательной активности растений на разных этапах их роста и развития. Такие данные важны для изучения связи дыхания с ростом, положением органов в донорно-акцепторной системе и возрастной сменой донорно-акцепторных отношений в растении.

Листья. Существует ряд закономерностей, общих для возрастного хода дыхания всех органов. Вместе с тем имеются количественные и качественные различия, свойственные органам, выполняющим разные функции. Наиболее полно изучены возрастные изменения функций в листьях (Dale, Milthorpe, 1983). Еще в ранних работах (Kidd et al., 1921; Hover, Gustafson, 1926; Смирнов, 1928) отмечалось, что вновь образующиеся листья дышат в 3—5 раз интенсивнее зрелых. Максимальная интенсивность дыхания наблюдалась сразу после разворачивания листовой пластинки (Čátský et al., 1976; Šesták, 1981). С возрастом скорость дыхания снижалась и у зрелых листьев менялась мало (Rawson, Constable, 1980). Лишь в конце жизни листа наблюдался либо небольшой подъем дыхания (Aharoni et al., 1979), либо быстрое его падение (Constable, Rawson, 1980).

Представление об онтогенетическом ходе дыхания дает обобщенная кривая изменения скорости выделения CO_2 с возрастом листа (рис. 8). Характер кривой свидетельствует о тесной связи дыхания с ростовыми процессами. Как известно, рост листа включает в себя деление клеток и их растяжение. Увеличение объема и массы происходит в основном за счет увеличения размеров клеток и сопровождается увеличением многих клеточных компонентов, включая ферментный аппарат дыхания (Иванов, Хавкин, 1976). Во время роста пропорционально увеличению размера клетки увеличивается содержание белка на клетку (Brady, 1973). Какое-то время после прекращения роста содержание белка остается постоянным, но синтез его продолжается, так как происходит постоянное замещение деградирующих структур.

По мере того как скорость роста снижается, интенсивность дыхания и активность гликолитических ферментов падают (Smillie, 1962; Geronimo, Beevers, 1964). Снижение дыхания в онтогенезе листа связано главным образом с изменением активности цитохромного пути (Azcon-Bieto et al., 1983). Во время развития листа способность нефосфорилирующего альтернативного пути либо не меняется (Azcon-Bieto et al., 1983), либо возрастает (Sesay et al., 1983; Day et al., 1985). Показано также, что изменения активности митохондриальных оксидаз возможны не только в процессе роста и развития листа, но и у зрелого листа в ходе онтогенеза целого растения (Шугаев и др., 1998).

Старение листа — тонко регулируемый процесс, тесно связанный с развитием растения как целого, и зависит от условий среды. Небольшой подъем дыхания, отмечаемый иногда у стареющих листьев незадолго до засыхания, отдельные авторы относят к климактерическому (Михайлова и др., 1971). Климактерическая

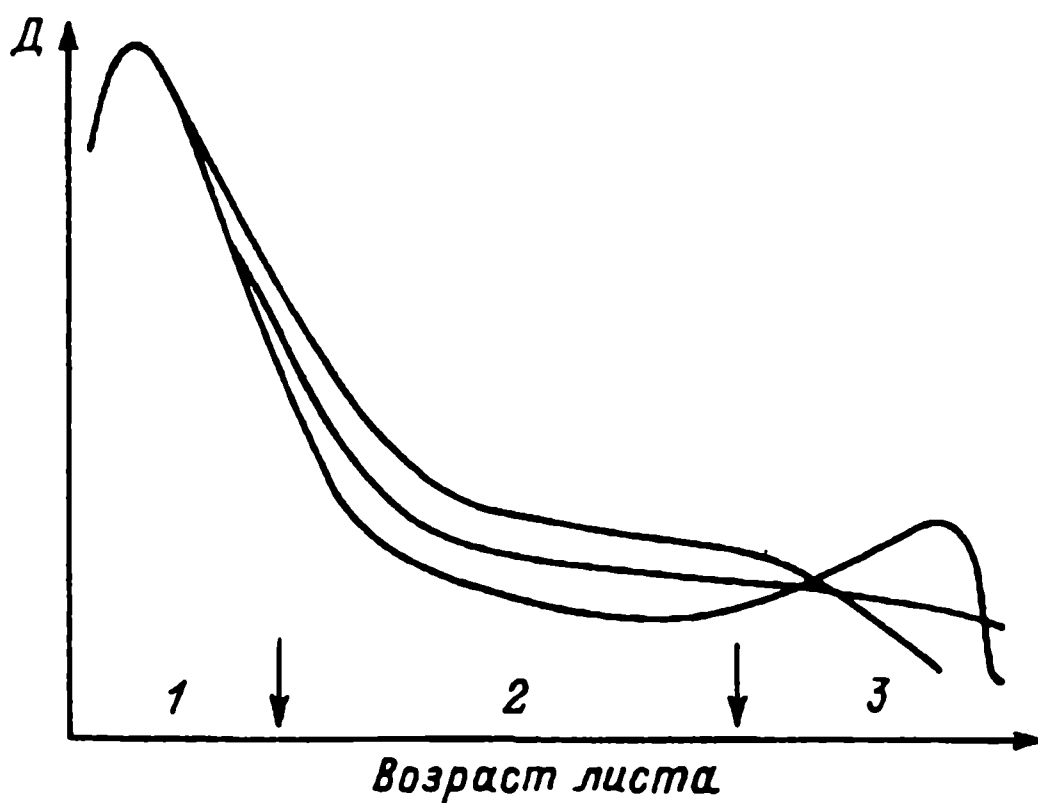


Рис. 8. Возрастные изменения дыхательной способности листа (схема).
1—3 — период роста, зрелости и старения соответственно.

Fig. 8. Ontogenetic changes of respiration rate of leaves (scheme).
1—3 — growth, maturing, ageing periods, respectively.

вспышка дыхания обычно характерна для плодов перед полным их созреванием и сопровождается резким усилением образования этилена. Этилен оказывает регуляторное воздействие на многие процессы, протекающие в клетках: повышает проницаемость мембран, стимулирует гидролиз одних белков и синтез других. Некоторые авторы (Satler, Thimann, 1983) полагают, что повышение интенсивности дыхания при старении листа сходно, но не идентично наблюдаемому в климактерический период при созревании плодов и старении срезов клубней. По мнению R. M. Tetley, K. V. Thimann (1974), старение — активный процесс. Он сопровождается не только повышением активности протеолитических ферментов, что приводит к усилению гидролитических процессов, но и синтезами *de novo*. У стареющих листьев с низкой интенсивностью фотосинтеза эти синтезы могут обеспечиваться, вероятно, только за счет окислительного фосфорилирования. Предполагают, что подъем дыхания (если он имеет место) обусловлен, по крайней мере частично, процессами утилизации структурного вещества в стареющих листьях.

В опытах с картофелем нами (Головко, 1984; Головко и др., 1985) были получены данные, позволяющие охарактеризовать градиент дыхания от нижних листьев к верхним и изменения скорости дыхания листьев разного яруса в онтогенезе (рис. 9). Во все сроки определений каждый последующий лист характеризовался более высокой интенсивностью дыхания по сравнению с расположенным ниже. Другими словами, имел место типичный градиент повышения дыхания от основания к вершущке растения: наиболее интенсивно дышали самые молодые ткани. При этом чем раньше в онтогенезе

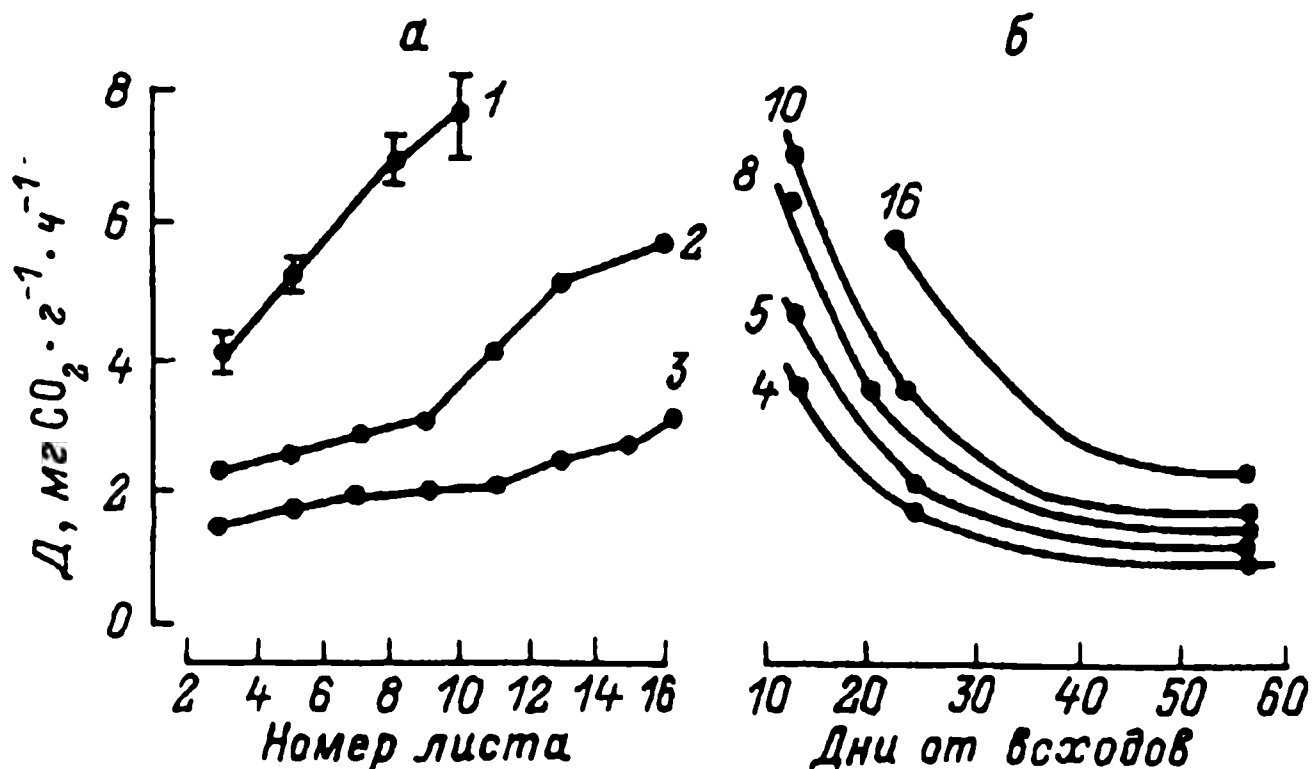


Рис. 9. Скорость дыхания (при 20 °C) листьев *Solanum tuberosum* сорта Приекульский ранний в зависимости от положения на стебле (а) и возраста (б).

1—3 — фаза вегетативного роста, цветения и налива клубней соответственно;
4,...,16 — номер листа, считая от основания побега.

Fig. 9. The dependence of respiration rate ($\mu\text{g CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) of leaves of *Solanum tuberosum* on the location on the stem (а) and age (б).

1—3 — vegetative growth, blooming, tuberization, respectively; 4,...,16 — leaf number, beginning from the base of shoot.

растений проводились определения, тем выраженнее были различия в дыхании листьев разных ярусов. Максимальные величины скорости выделения CO_2 , 6—8 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (при 20 °C), найдены в период, когда листья имели низкую интенсивность фотосинтеза и росли за счет импорта ассимилятов. Их площадь не превышала 20—25 % от конечной (рис. 10). Ежедневно в процессе дыхания окислялось количество субстрата, равное 8—10 % от сухой био-

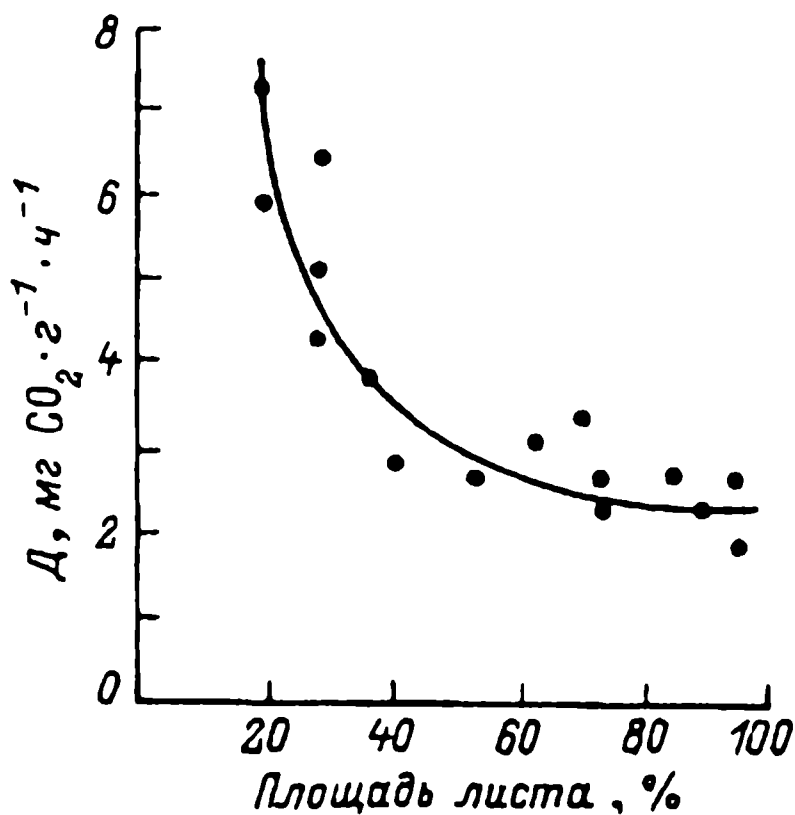


Рис. 10. Дыхание как функция увеличения площади листа.

Fig. 10. Respiration rate as a function of leaf area increase.

ТАБЛИЦА 3

Скорость дыхания листьев овса,
мг CO_2 /г сухой массы · ч (при 20 °С)

Номер листа от основания побега	Фаза кущения	Фаза молочной спелости
1+2	1.80 ± 0.12	—
3	2.68 ± 0.19	1.20 ± 0.09
4+5	2.68 ± 0.23	1.46 ± 0.24
6	3.88 ± 0.36	1.97 ± 0.13
7	—	1.86 ± 0.40

массы. В течение периода, когда сформировалось 40 % площади и лист становился нетто-экспортером ассимилятов, дыхание его быстро снижалось. Выход дыхания на стационарный уровень предшествовал завершению роста и отмечался при достижении листом 60—70 % площади. Известно, что в этот период листья картофеля способны фотосинтезировать с максимальной интенсивностью (Головко и др., 1985; Некрасова, Мокроносов, 1985; Швецова, 1987). Дыхательная способность листьев мало менялась вплоть до появления признаков старения. Скорость выделения CO_2 у завершивших рост листьев составляла в среднем $2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$.

По некоторым данным (Шевелуха, Маханько, 1971; Winkler, 1971; Костюк, 1978), дыхание молодых листьев картофеля может достигать $9\text{—}11 \text{ мг} \text{ CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (при 18—22 °С), у зрелых оно в 3—5 раз ниже. Наши определения показали, что все листья картофеля, независимо от их положения на стебле, имели сходную возрастную кривую дыхания, отражающую переход листа от акцепторной к донорной функции.

У овса, как и у других культур с ярусным расположением листьев, нами (Головко, 1985а) отмечено возрастание дыхания от нижних листьев к верхним (табл. 4). У молодых растений этот градиент был выражен сильнее, чем у зрелых.

На рис. 11 представлены онтогенетические изменения скорости дыхания всех листьев, имеющих на растениях овса и райграсса однолетнего. В первые 10 дней от появления всходов отмечался небольшой подъем дыхания. Этот подъем, по всей вероятности, отражает развитие митохондрий и других органелл в зонах интенсивного роста. Скорость выделения CO_2 в листовых пластинках снижалась в онтогенезе растений почти втрое. При этом изменение скорости дыхания, как и в случае с листьями картофеля, имело двухфазный характер. Интересно отметить, что интенсивное снижение дыхания листьев наблюдалось до трубкования, несмотря на то что в это время происходит последовательное образование новых фитомеров. Дыхание стабилизировалось после того, как были сформированы все листья на главном побеге. Это совпадало по времени с переходом растений к генеративному развитию.

ТАБЛИЦА 4

Скорость дыхания листьев двух видов бобовых растений (при 20 °С)

Фаза	Листья						Верхушка растения	
	нижние		средние		верхние			
	1	2	1	2	1	2	1	2

Vicia faba L.

Фаза 4—5 листьев	150	3.2	230	4.1	330	6.5	550	9.8
Бутонизация	140	2.7	230	3.5	350	5.3	580	8.8
Цветение	180	3.5	270	4.4	420	5.9	730	11.0

Trifolium pratense L.

Стеблевание	310	3.0	430	4.9	600	5.1	760	5.9
Бутонизация	230	2.0	370	2.9	450	3.5	—	—
Цветение	—	—	270	2.2	430	3.8	—	—
Созревание семян	—	—	—	—	430	3.4	—	—

Примечание. 1 — измерено манометрически при 20 °С, мкл O₂ г⁻¹ сырой массы ч⁻¹; 2 — пересчитано в эквивалентное количество мг CO₂ г⁻¹ сырой массы ч⁻¹.

Продолжительность периода быстрого и медленного изменения дыхания определялась скоростью прохождения растениями этапов онтогенеза. У райграса, развитие которого протекало быстрее, она была короче. В целом изученные виды однолетних злаков мало отличались по интенсивности дыхания листьев. Прослеживаемая у

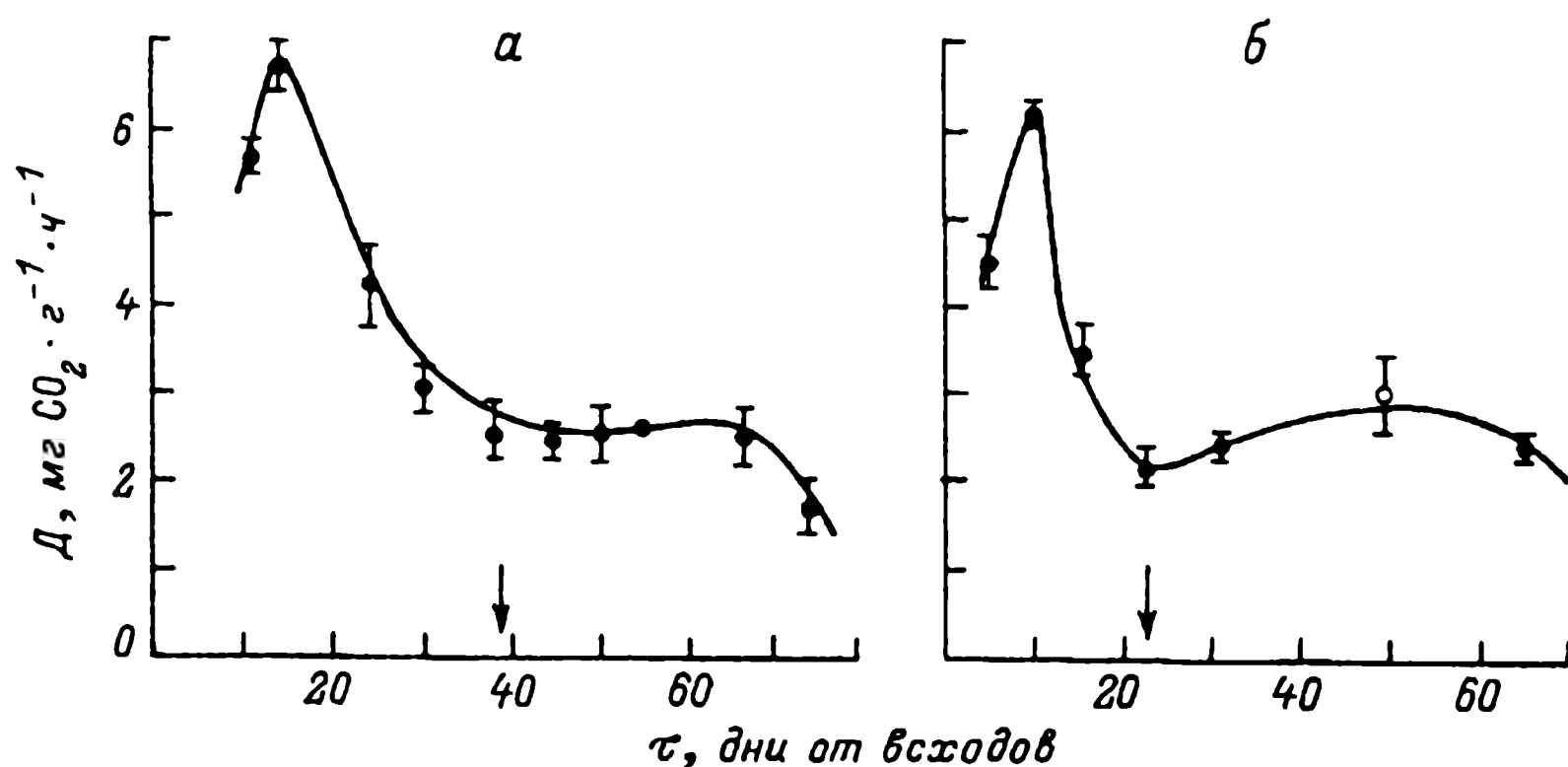


Рис. 11. Изменение скорости дыхания (при 20 °С) суммы всех листьев *Avena sativa* (а) и *Lolium multiflorum* (б). Стрелкой показано начало репродуктивной фазы.

Fig. 11. Changes of the respiration rate ($\mu\text{g CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °С) of all leaves of *Avena sativa* (а) and *Lolium multiflorum* (б).

райграса тенденция к некоторому повышению дыхательной активности листьев в период созревания семян связана скорее с появлением молодых побегов, чем с увеличением дыхания стареющих листьев основных побегов. Листья овса в конце вегетационного периода быстро снижали скорость выделения CO_2 . Это обусловлено, вероятно, процессами старения, которые у зерновых злаков часто сопровождаются реутилизацией азота листьев (Simpson et al., 1983).

Интенсивность дыхания листьев бобовых растений также возрастала от нижних к верхним (табл. 4). У растений *Vicia faba*, рост которых не прекращался с переходом к генеративному развитию, градиент дыхания был выражен сильнее, чем у *Trifolium pratense*. Листья бобов (особенно очень молодые) дышали несколько интенсивнее по сравнению с листьями клевера красного. В онтогенезе растений дыхание листьев снижалось в 2—3 раза.

Важно отметить, что дыхание листьев, измеренное при постоянной температуре 20 °C, у всех исследованных нами культур в течение суток изменялось слабо. Колебания скорости выделения CO_2 или поглощения O_2 не превышали ошибки средней величины дыхания (табл. 5). Кроме того, измерения, проведенные на одном и том же объекте в разные годы, показали, что климатические условия года мало влияли на уровень дыхательной активности листьев. Дыхательная способность листьев (в отличие от других органов, и особенно корней) меньше зависит и от возраста

ТАБЛИЦА 5

Скорость дыхания листьев *Trifolium pratense* L. второго года жизни в фазу цветения растений, мкл $\text{O}_2/\text{г}$ сырой массы ч (при 20 °C)

Год	Номер листа от основания побега	Время отбора пробы, часы суток					Средне-суточная величина
		4	6	12	16	20	24
1974 (10—13 июля)	5	220 ± 20	210 ± 10	230 ± 20	270 ± 10	240 ± 10	240 ± 20
	6	340 ± 20	290 ± 10	300 ± 10	310 ± 20	270 ± 10	300 ± 20
	7	420 ± 20	420 ± 10	400 ± 20	370 ± 10	380 ± 40	390 ± 30
	8	490 ± 20	450 ± 20	490 ± 40	410 ± 10	420 ± 10	450 ± 30
1975 (4—5 июля)	5—6	280 ± 10	340 ± 20	300 ± 20	300 ± 20	310 ± 20	310 ± 30
	7	340 ± 20	390 ± 30	410 ± 20	350 ± 20	380 ± 10	380 ± 40
	8	430 ± 20	470 ± 20	460 ± 30	430 ± 20	390 ± 10	440 ± 40

ТАБЛИЦА 6

Скорость дыхания органов растений *Rhaponticum carthamoides* разных лет жизни (июль—начало августа 1994 г.), мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы $\cdot$ ч (при 20 °C)

Орган	Возраст, год жизни		
	2-й	3-й	4-й
Листовые пластинки	4.28 ± 0.19	4.68 ± 0.12	3.81 ± 0.07
Черешки и центральные жилки	2.68 ± 0.12	2.58 ± 0.18	0.76 ± 0.08
Стебли*	4.65 ± 0.58	1.44 ± 0.14	0.86 ± 0.02
Соцветие	—	1.68 ± 0.11	2.17 ± 0.15
Корни	2.55 ± 0.13	0.92 ± 0.08	0.29 ± 0.01

* — у растений 2-го года жизни — укороченный побег без листьев, у растений 3-го и 4-го года жизни — цветоносы без листьев.

(года жизни) растения (табл. 6). У некоторых видов значительную часть массы листьев составляют жилки и черешки. Данные табл. 6 показывают, что по дыхательной активности листовые пластинки могут превышать центральные жилки и черешки в 1.5—3 раза.

Стебли и черешки выполняют важные функции — проводящую, а также могут служить местом отложения запасных веществ. Эти вещества обычно реутилизируются во второй половине вегетационного периода, когда аттрагирующая способность формирующихся репродуктивных органов превышает возможности текущего фотосинтеза. Однако сведения о возрастных изменениях дыхания и связи дыхания с функциями стеблей фрагментарны и скудны (Amthor, 1989).

По данным К. Н. Голик (1990), дыхание стеблей ряда культурных растений (пшеница, лен, гречиха, просо) достигало в начале вегетации (фаза всходов) $12\text{—}16 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (при 25 °C), а к концу вегетационного периода (в фазу плодоношения) не превышало $0.5\text{—}1.5 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Замечено, что в онтогенезе растений дыхание стеблей падает быстрее, чем у листьев.

Нами изучен онтогенетический ход дыхания стеблей разных растений (рис. 12). В пробу «стебли» у злаков входили также и влагалища листьев, у картофеля и бобовых — черешки листьев. Как и листья, стебли показывали снижение скорости выделения CO_2 по мере роста и развития растений. В первую половину вегетации стебли злаков дышали интенсивнее, чем стебли картофеля или клевера. Это объясняется наличием зон интеркалярного роста и формированием генеративных органов, скрытых до колошения (выметывания) в трубке.

Снижение дыхательной активности стеблей злаков отмечали на протяжении большей части периода вегетации растений. Лишь к

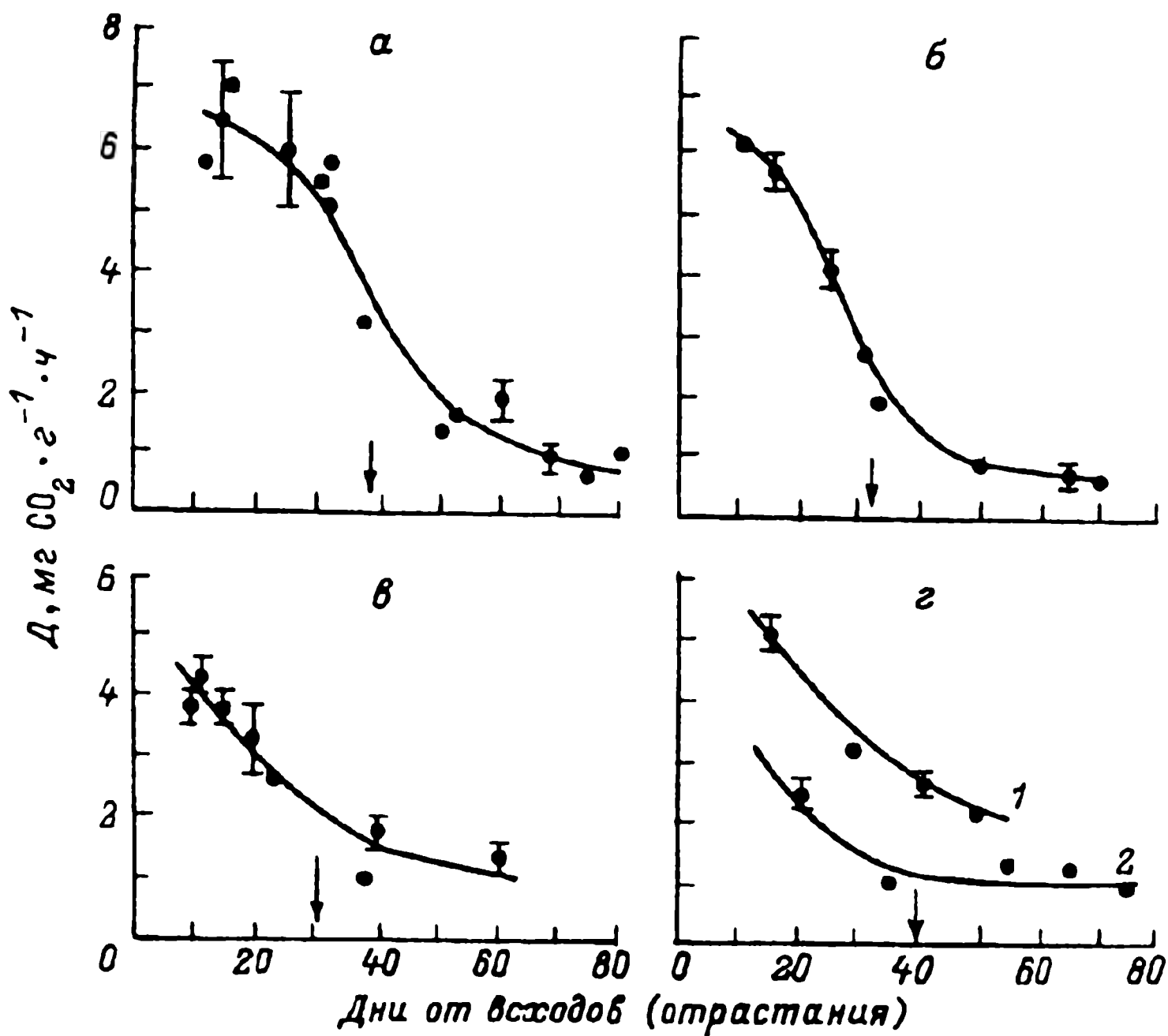


Рис. 12. Изменение скорости дыхания (при 20 °C) стеблей в онтогенезе *Avena sativa* (а), *Lolium multiflorum* (б), *Solanum tuberosum* (в), *Vicia faba* и *Trifolium pratense* (г — растения 1-го (1) и 2-го (2) года жизни соответственно).

Fig. 12. Changes of the stem specific respiration rate ($\mu\text{g CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) in onthogenesis of *Avena sativa* (a) and *Lolium multiflorum* (б), *Solanum tuberosum* (в), *Vicia faba* and *Trifolium pratense* plants (г — first (1) and second-year (2) plants, respectively).

концу вегетации, когда у растений начиналось созревание семян, дыхание стеблей стабилизировалось на довольно низком уровне. У картофеля выход дыхания стеблей на стационарный уровень наблюдали после перехода к клубнеобразованию. Стебли бобов дышали интенсивнее, чем стебли клевера, и медленнее снижали скорость дыхания в онтогенезе. Это связано с продолжительным ростом бобов.

Стебли отличаются способностью депонировать значительное количество транспортируемых ассимилятов, что приводит к увеличению доли неструктурной биомассы. У *Lolium multiflorum*, например, в течение периода «кущение—налив семян» концентрация неструктурных углеводов в стеблях возрастала от 60 до 280 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (Головко и др., 1992; Головко, Табаленкова, 1994). Чтобы учесть возможное влияние изменения состава биомассы на онтогенетический ход дыхания стеблей, рассчитали скорость дыхания на струк-

ТАБЛИЦА 7

Скорость дыхания стеблей *Lolium multiflorum* в расчете на сухую (1) и структурную (2) массу при фиксированных значениях содержания неструктурных углеводов, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы ч (при 20 °С)

Содержание неструктурных углеводов, мг/г	1	2
80	5.17	5.62
120	4.21	4.78
160	3.25	3.87
200	2.29	2.86
240	1.33	1.75
280	0.37	0.51

турную биомассу (общая биомасса минус неструктурные углеводы) (табл. 7). В результате пропорционально изменялась только скорость выделения CO_2 , но не характер онтогенетического хода дыхания.

Корни являются специализированными органами почвенного питания. Известно, что в подземные органы может транспортироваться до половины ассимилированного за сутки углерода, но в биомассу включается только 15—25 % (Gordon et al., 1977; Pate et al., 1979; Farrar, 1985a). Значительная часть (40—70 %) поставляемого в корни углерода окисляется при дыхании (Hatrack, Bowling, 1973; Veen, 1980; Barneix et al., 1984; Kallarackal, Milburn, 1985; Lambers, 1987).

Сведения о дыхании корней противоречивы и степень достоверности многих измерений невысокая, так как не всегда принимаются во внимание условия роста растений и условия, в которых проводятся определения скорости дыхания корней. Нередко данные, полученные на водной культуре, переносят на полевые условия. В сводке по дыханию корней травянистых растений (Наумов, 1981) максимальные значения (до $20 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) приведены для хорошо аэрируемой водной культуры. У пропашных сельскохозяйственных растений дыхание обычно ниже ($3\text{—}8 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$). Сравнительно низкое дыхание ($1\text{—}5 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) имели корни луговых и степных видов и очень низкое ($0.5\text{—}1 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) — корневища растений прудов и болот.

По нашим данным (Май, Головки, 1988), скорость выделения CO_2 корнями 20-дневных растений овса, выращенных на питательном растворе, достигала $10\text{—}14 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, при 20 °С. Эта величина примерно на порядок выше, чем измеренная у растений, произрастающих в полевых условиях. Максимальная величина дыхания корней растений однолетних злаков (около $3 \text{ мг } \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) отмечалась в фазу всходов (рис. 13, а, б). К началу репродуктивного развития скорость выделения CO_2 в корнях *Avena sativa* и *Lolium multiflorum* снижалась вдвое, а в фазу налива семян составляла 0.5—

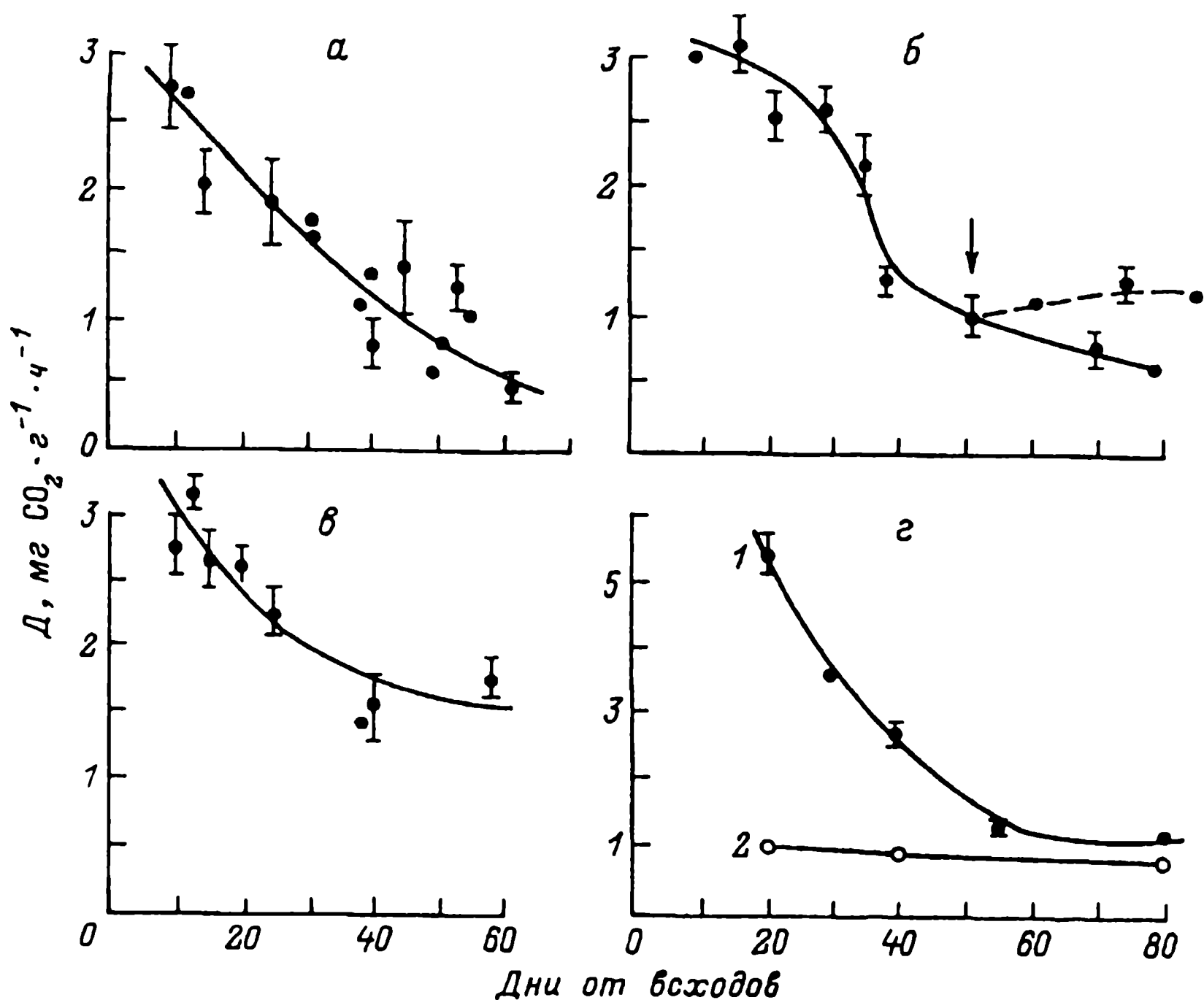


Рис. 13. Изменение скорости дыхания (при 20 °С) корней в онтогенезе *Avena sativa* (а), *Lolium multiflorum* (б, пунктир — после укоса), *Solanum tuberosum* (в) и *Trifolium pratense* (г — растения 1-го (1) и 2-го (2) года жизни).

Fig. 13. Changes of the root specific respiration rate ($\mu\text{g CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) in onthogenesis of *Avena sativa* (а) and *Lolium multiflorum* (б, dotted line — after mowing), *Solanum tuberosum* (в) and *Trifolium pratense* (а — first (1) and second-year (2) plants, respectively).

0.7 мг CO_2 г⁻¹ · ч⁻¹. Известно, что кормовые травы усиливают функциональную активность корневой системы при отрастании после скашивания или стравливания. Так, скорость выделения CO_2 в корнях райграса после укоса была вдвое выше, чем у интактных растений (рис. 13, б). Это связано с возобновлением роста корней и поглощением элементов минерального питания, необходимых для восстановления надземной биомассы. В отличие от злаков корни у *Solanum tuberosum* сохраняли в период налива клубней сравнительно высокую интенсивность дыхания, что свидетельствует об их активном функционировании (рис. 13, в).

Характер онтогенетического хода дыхания подземной части многолетних видов *Trifolium pratense* и *Rhaponticum carthamoides* (табл. 6) зависел от возраста растений (рис. 13, г). У растений клевера красного второго года жизни наибольшая скорость вы-

деления CO_2 ($5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) при 20°C отмечалась в период весеннего отрастания. К фазе цветения дыхание снижалось почти вдвое и в период созревания семян составляло немногим более $1 \text{ мг} \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. В отличие от растений второго года жизни растения третьего и четвертого года жизни не показывали заметного изменения дыхания корней в течение вегетационного периода. Корни этих растений имели очень низкую скорость выделения CO_2 , по всей видимости из-за увеличения доли одревесневших и омертвевших тканей.

Репродуктивные и запасающие органы. Их рост осуществляется за счет поступления углеводов (сахарозы), органического азота (аминокислоты, амиды) и минеральных элементов. Источником субстрата для роста могут служить продукты текущего фотосинтеза и/или продукты деградации крахмала и белков в вегетативных частях растения. У репродуктивных органов (колосья злаков, плоды бобовых и т. п.) часть углерода обеспечивается за счет собственного фотосинтеза. Зеленые плоды гороха, например, способны реассимилировать всю углекислоту, выделяемую при дыхании. В первые недели после цветения на свету они имеют положительный газообмен (до $3 \text{ мг} \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$), тогда как в темноте скорость выделения CO_2 достигает $10\text{—}12 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (Harvey, 1978). По данным С. С. Hole и А. Barnes (1980), дыхание молодых плодов гороха с массой менее 0.1 г составляло $8 \text{ мг} \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (при 15°C) и снижалось до $0.8\text{—}1.2 \text{ мг} \text{CO}_2$ при увеличении массы до 0.5 г . Дыхание молодых клубней картофеля варьировало в пределах $0.4\text{—}0.8 \text{ мг} \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (при 20°C) (Winkler, 1971; Шатилов, Назарян, 1978).

Нами подробно прослежены онтогенетические изменения дыхательной активности репродуктивных органов разных культур (Головко, 1975, 1984, 1985а, 1990).

На рис. 14 приведены данные о скорости дыхания метелок овса и колосьев райграса от их появления до созревания семян. Сразу после выметывания (колошения) дыхание репродуктивных органов злаков достигало $4 \text{ мг} \text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (при 20°C). К созреванию семян скорость выделения CO_2 снижалась более чем вдвое. Колосья райграса мало отличались от метелок овса по величине дыхательной способности. Лишь к концу вегетационного периода дыхание колосьев райграса было ниже, чем у метелок овса. Это свидетельствует, вероятно, о большей физиологической зрелости семян райграса.

У культурного картофеля репродуктивная функция реализуется преимущественно путем вегетативного размножения — клубнеобразования. Клубни развиваются из субапикальной области столонов, представляющих собой видоизмененные побеги. Скорость выделения CO_2 в зачатках клубней (сухая масса менее $0.05 \text{ г} \times \times \text{клубень}^{-1}$ и диаметр менее 1 см) составляла около $2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (рис. 15). По мере роста скорость дыхания снижалась и выходила на плато, когда клубни достигали в диаметре $2\text{—}3 \text{ см}$.

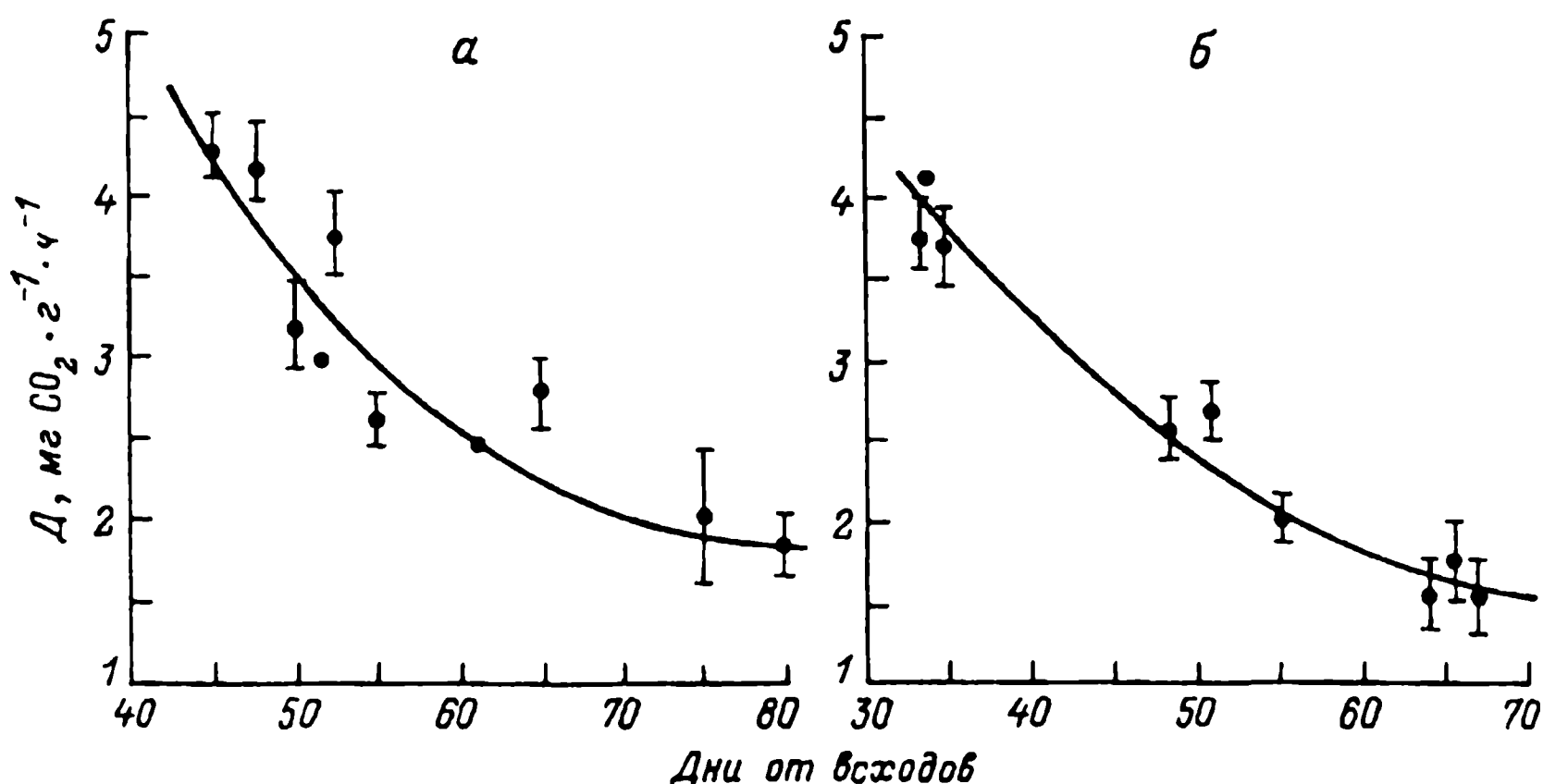


Рис. 14. Возрастные изменения скорости дыхания (при 20 °C) метелок *Avena sativa* (а) и колосьев *Lolium multiflorum* (б).

Fig. 14. The changes of specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) of heads of *Avena sativa* (а) and *Lolium multiflorum* (б).

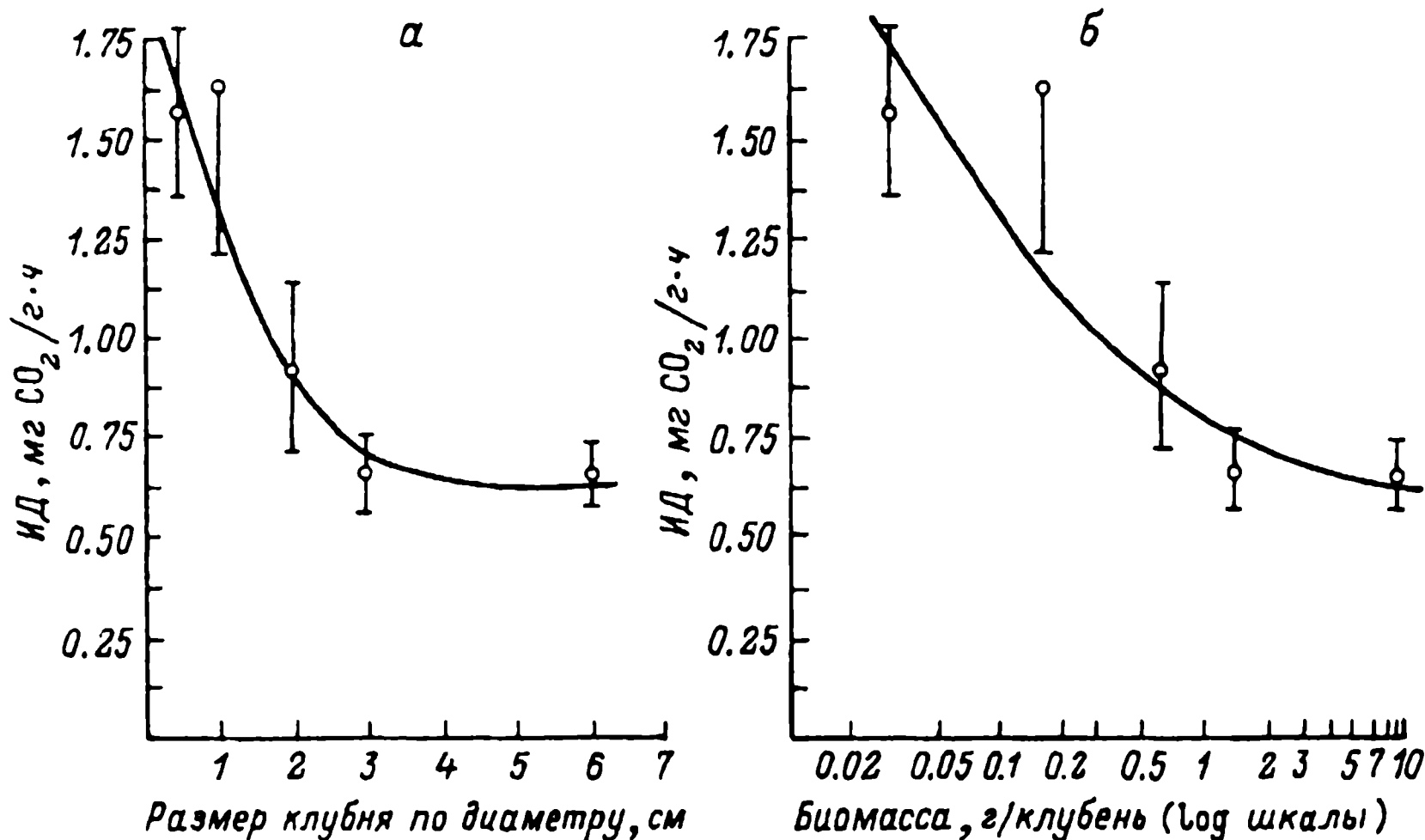


Рис. 15. Скорость дыхания клубней *Solanum tuberosum* сорта Приекульский ранний (при 20 °C) как функция их размера (а) и массы (б).

Fig. 15. Specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) of *Solanum tuberosum* tubers as function of their size (а) and biomass (б).

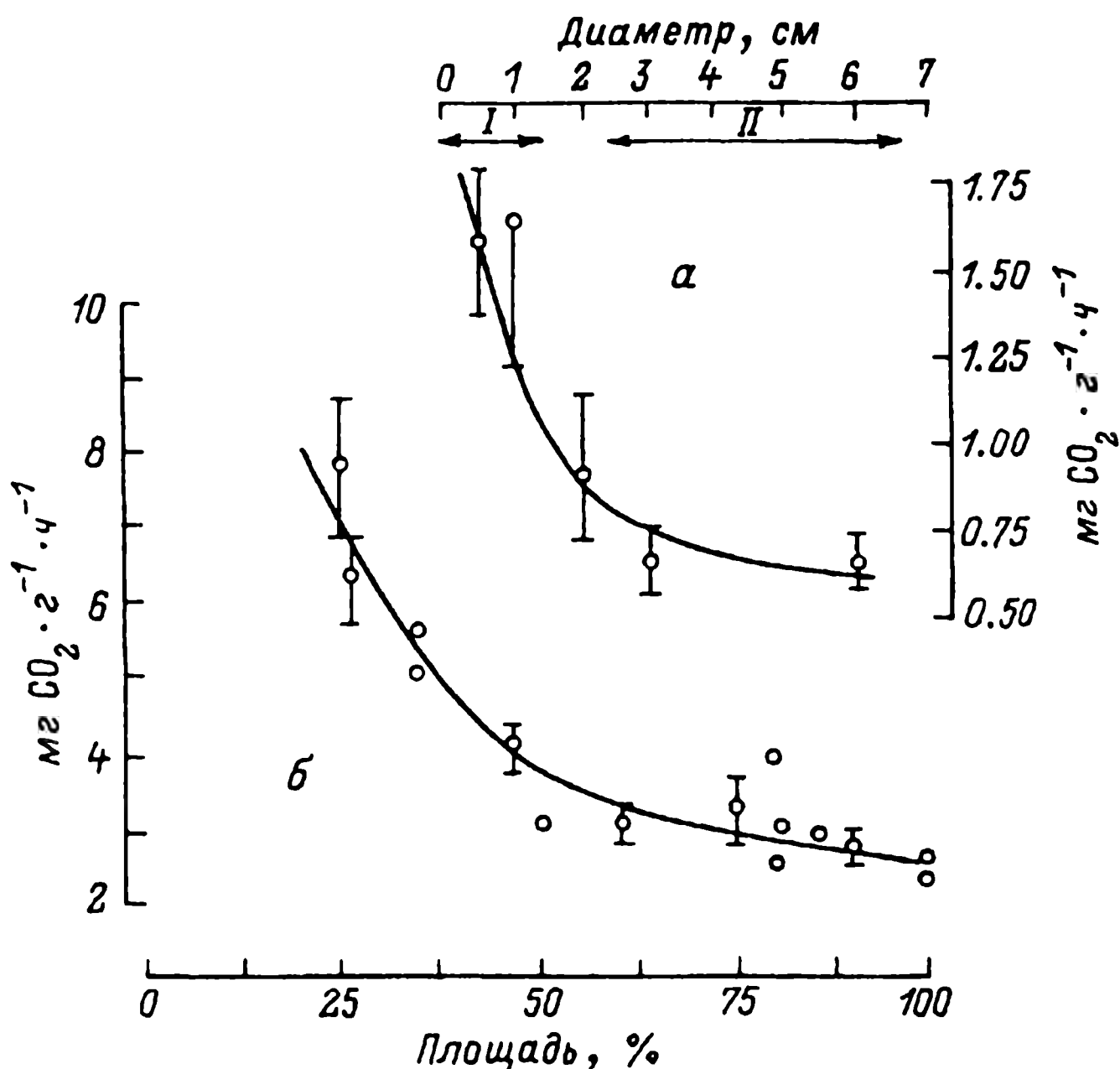


Рис. 16. Изменение дыхательной способности листьев (а) и клубней (б) по мере их роста.

I и II — рост клубней делением и растяжением соответственно.

Fig. 16. Changes of specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) during growth of leaves (a) and tubers (б).

I and II — tuber growth by division and stretching, respectively.

Так как отношение площади поверхности к массе у мелких клубней выше, чем у крупных, ряд авторов высказали предположение о том, что физические условия диффузии газов могут влиять на величину дыхания. Результаты специальных исследований (Schirpers, 1977a, 1977b) не дали определенного ответа, как это влияние проявляется.

Мы полагаем, что как и у листьев, ход дыхания клубней отражает в первую очередь процессы, связанные с ростом (рис. 16). Когда прекращается рост столона в длину и начинается развитие клубня, довольно скоро главная роль в росте клубня от деления клеток переходит к увеличению их размера (Cutter, 1978). Увеличение размера клеток заметно уже у клубней диаметром 1 см (Peterson et al., 1985). При достижении клубнями сырой массы 30—40 г, что соответствует диаметру около 3 см, этот процесс становится основным.

Заключение. Характер возрастного хода дыхания всех органов определяется преимущественно внутренними факторами, среди ко-

торых ведущую роль играют процессы роста. Динамика дыхания листьев отражает и смену их функций — с акцепторной на донорную. Наибольшую скорость выделения CO_2 (6—8 мг · г⁻¹ · ч⁻¹, при 20 °С) имели молодые листья, рост которых осуществлялся в основном за счет импорта ассимилятов. Дыхание снижалось по мере перехода листьев от импорта к экспорту ассимилятов. Дыхание донорных листьев менялось мало и составляло около 2 мг CO_2 · г⁻¹ · ч⁻¹.

В целом по сравнению с листьями стебли и корни дышат менее интенсивно, особенно у зрелых растений. Стебли и корни характеризовались наибольшей интенсивностью дыхания в начале роста растений. В течение вегетации скорость выделения CO_2 снижалась у разных видов в 2—5 раз. У злаков онтогенетические изменения дыхания стеблей и корней выражены сильнее, чем у картофеля. У многолетних трав дыхание корней зависело от возраста (года жизни) растений.

Специализированные органы запаса (клубни) дышали значительно менее интенсивно, чем листья, но онтогенетический ход дыхания клубней был подобен таковому листьев.

3.2. Взаимосвязь дыхания с содержанием углеводов и азота в биомассе растений

Дыхание и углеводы. Сахароза — конечный продукт фотосинтеза — является основным субстратом для синтеза структурной и запасной биомасс. Часть сахарозы подвергается окислительным превращениям в процессе дыхания. Кроме сахарозы в качестве дыхательного субстрата могут использоваться также запасные полимеры, например фруктаны, крахмал. Очень мало известно о механизмах, контролирующих мобилизацию резервных углеводов. Мобилизация крахмала связана, по всей видимости, с потребностями клеток в углероде и энергии. Имеются данные о задержке гидролиза крахмала после фотопериода до тех пор, пока уровень сахарозы не снизится (Gordon et al., 1980; Fondy, Geiger, 1982). Это может свидетельствовать о регуляторной роли сахарозы.

На рис. 17 приведена упрощенная схема компартментации углеводного метаболизма в клетках зеленых листьев C_3 -видов, к которым относится подавляющая часть растений умеренной зоны. Схема отражает взаимосвязь между метаболизмом крахмала и сахарозы, митохондриальным дыханием, биосинтезами, фотосинтезом и транспортом сахарозы. Клетки растений содержат крахмал и сахарозу в количествах, превышающих потребности дыхания в субстрате. Деградация крахмала и сахарозы обеспечивает субстрат для дыхания и углеродные скелеты для различных биосинтезов. Поэтому можно ожидать, что связь между интенсивностью дыхания и содержанием углеводов не жесткая. Источниками дыхательного

(Наумов, 1981), яровой пшеницы (Голик и др., 1986). Имеются также сведения, что дыхание оставалось высоким при сильном снижении концентрации углеводов в зонах активного роста (Moser et al., 1982).

Мы детально изучили связь дыхания с содержанием неструктурных углеводов в растениях *Lolium multiflorum* Lam. (Головко, Лавриненко, 1991; Лавриненко и др., 1990; Головко и др., 1992). При этом учитывали возможное изменение характера зависимости в онтогенезе растений.

Известно, что в группу неструктурных углеводов входят в основном водорастворимые сахара (глюкоза, фруктоза, сахароза, фруктозаны) и крахмал. В составе водорастворимых углеводов райграсса однолетнего преобладают фруктозаны, которые представлены преимущественно трисахаридами (Pollock, 1984; Nelson, Spollen, 1987). Не крахмал, а фруктозаны являются основной запасной формой углеводов вегетативных органов кормовых злаков умеренных широт (Smith, 1973; Pollock, 1984). Поэтому, исследуя взаимосвязь дыхания с неструктурными сахарами у *Lolium multiflorum*, мы уделяли основное внимание группе водорастворимых углеводов.

Регрессионный анализ показал, что в онтогенезе растений между дыхательной способностью органов и содержанием в них неструктурных углеводов существовала слабая (листья, корни) или сильная (стебли, колосья) отрицательная связь (рис. 18). Другими словами, увеличение уровня дыхательного субстрата в органах по мере роста и развития растений не приводило к повышению их дыхательной активности. Хотя формально отмечали обратную связь, дыхание изменялось независимо от содержания углеводов. Об этом могут свидетельствовать данные, полученные при пересчете скорости дыхания стеблей на структурную биомассу (см. табл. 7).

V. Breeze и J. Elston (1978) показали, что у растений бобов, произрастающих в полевых условиях, слабая связь дыхания с уровнем субстрата имела место, когда уровни субстрата были высокие, и сильная связь появлялась на фоне снижения уровня субстрата. У растений фасоли дыхание положительно коррелировало с содержанием углеводов в быстрорастущих тканях, но плохая корреляция отмечалась в завершивших рост органах (Coggeshall, Hodges, 1980). Такой же характер взаимосвязи отмечали L. E. Moser с соавт. (1982) для растений овсяницы высокой. Эти данные позволяют предположить, что уровень субстрата контролирует, скорее, скорость роста, чем дыхание. При анализе взаимосвязи уровня субстрата (неструктурных углеводов) с дыхательной активностью следует также иметь в виду, что не все субстратные фонды в растении доступны для дыхания (Beevers, 1974; Ar Rees, 1980). По-видимому, дыхание больше всего зависит от уровня субстрата в цитозоле (Farrar, 1985b; Farrar, Jones, 1986). По мнению же И. А. Мурья (1984а, 1984б, 1984в), скорость дыхания фотосинтезирующих органов зависит как от уровня субстрата в разных пулах, так и от

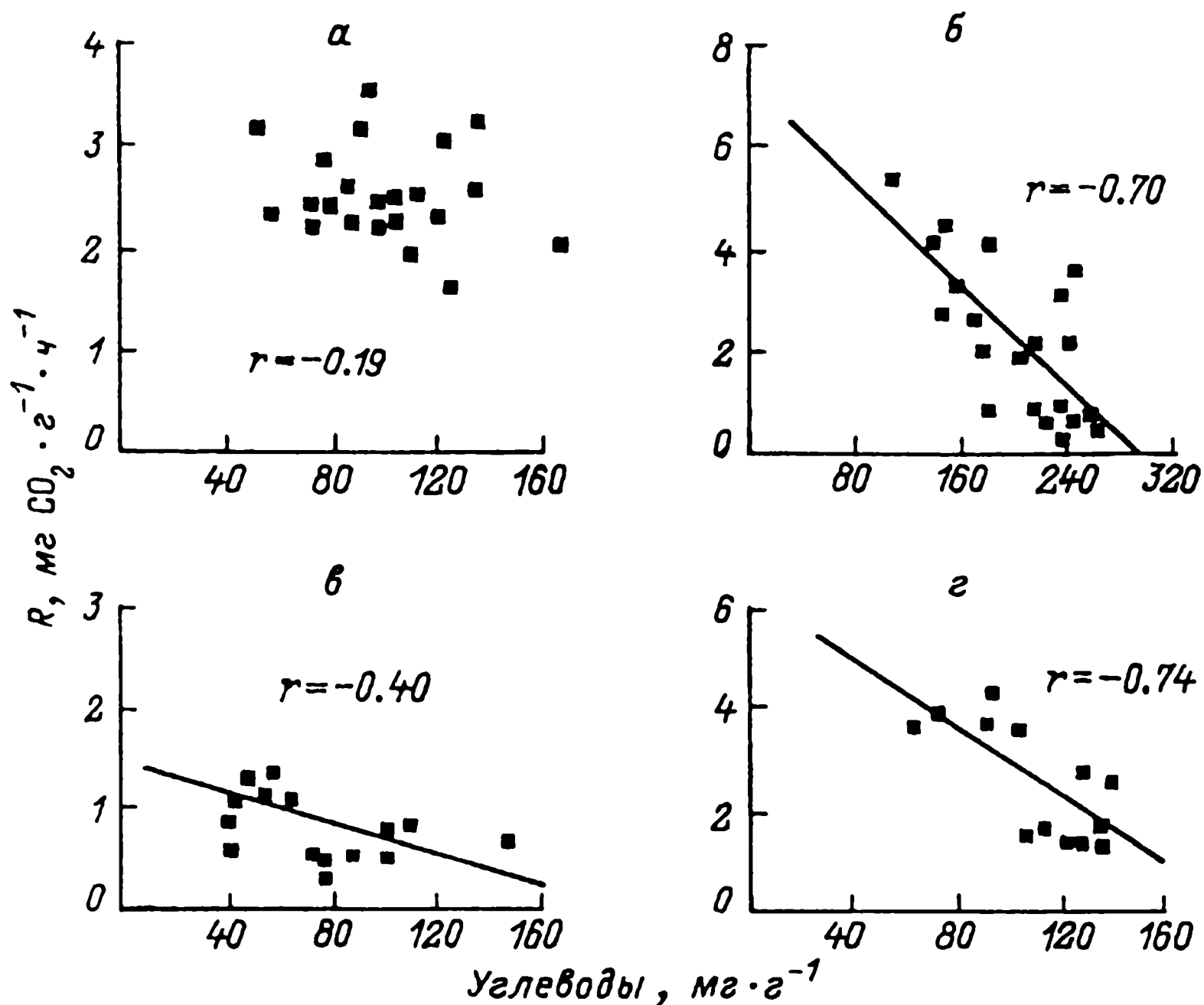


Рис. 18. Взаимосвязь дыхания с изменением в онтогенезе содержания неструктурных углеводов в листьях (*а*), стеблях (*б*), корнях (*в*) и колосьях (*г*) *Lolium multiflorum*.

Fig. 18. Ontogenetic changes specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20°C) and non-structural carbohydrates content (mg/g DW) in leaves (*а*), stems (*б*), roots (*в*) and ears (*г*) of *Lolium multiflorum* plants.

скорости обновления этих пулов (скорости потока субстрата через пул).

Учитывая эти обстоятельства, мы (Головко, Лавриненко, 1991) рассмотрели связь дыхания с содержанием неструктурных углеводов в растениях райграса при продолжительном затенении. Для этого однородные участки ценоза (1 м^2) в периоды кушения, колошения—цветения и созревания растений закрывали на продолжительное время (до 2 недель) матерчатыми экранами, пропускающими 10—12 (сильное затенение), 35 (умеренное затенение) и 60 % (слабое затенение) падающей радиации. Измерение скорости выделения CO_2 опытных и контрольных растений проводили в 4—6 повторностях с интервалом 3—5 сут и строили кинетику дыхания. Одновременно отбирали пробы для определения массы растений и содержания в них неструктурных углеводов и азота.

На рис. 19—21 показано изменение скорости выделения CO_2 опытными растениями по сравнению с контрольными после сниже-

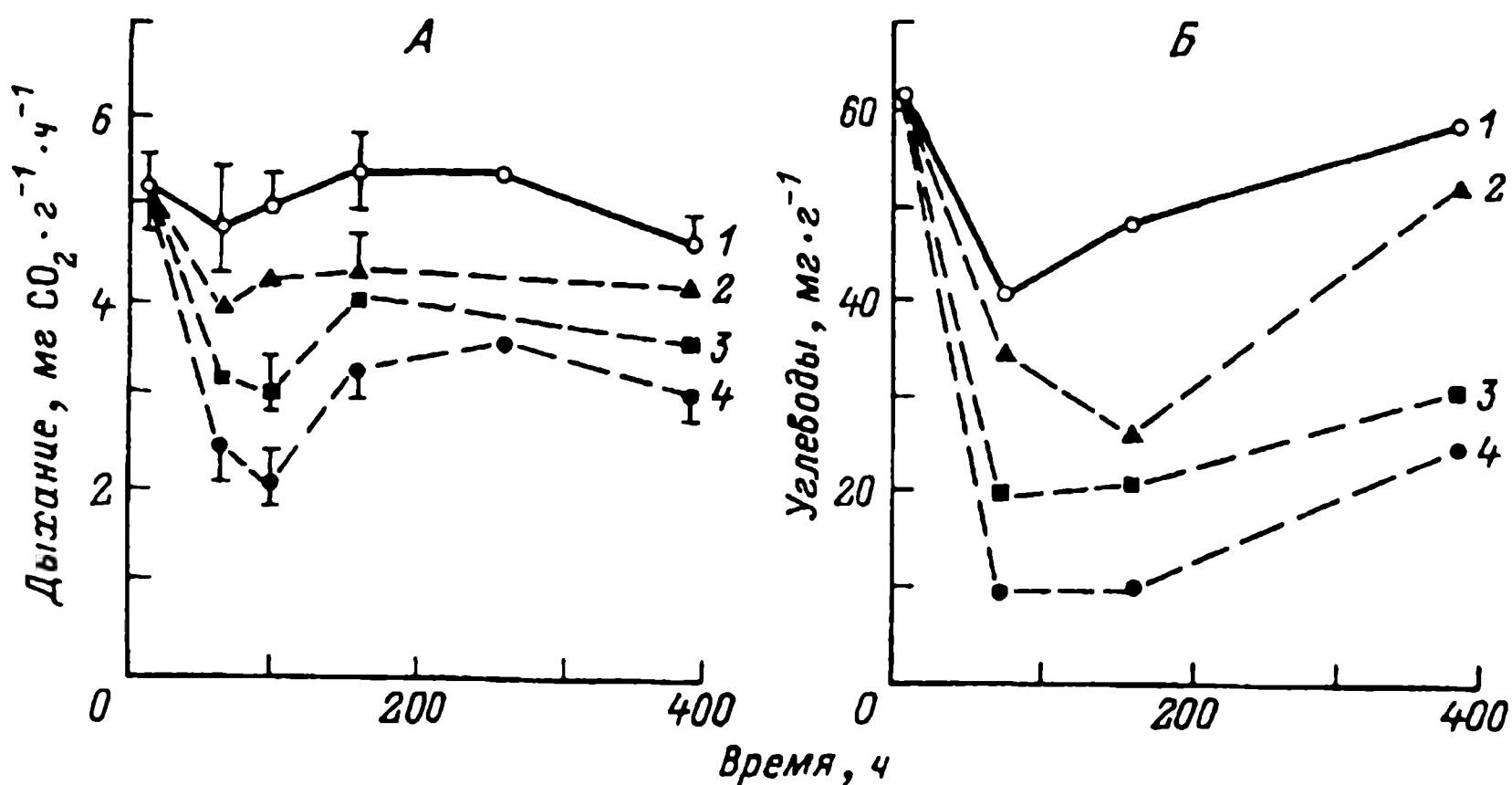


Рис. 19. Влияние затенения в фазу колошения на дыхательную способность (А) и содержание неструктурных углеводов (Б) в растениях *Lolium multiflorum*.

1—4 — уровень освещенности соответственно 100, 60, 35 и 10 % от естественной.

Fig. 19. Effect of light intensity during earing on the specific respiration rate (А, mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) and tissue non-structural carbohydrates content (Б, mg/g) in *Lolium multiflorum*.

1—4 — light level, 100, 60, 35 and 10 % of the natural one, respectively.

ния освещенности ценоза. Затенение приводило к снижению дыхания. При этом интенсивность дыхания быстро уменьшалась в течение первых 2—3 сут до уровня, который сохранялся затем на протяжении всего опыта. Снижение дыхания зависело от степени затенения (рис. 19). При сильном затенении скорость выделения CO₂ в опытных растениях уменьшалась почти на 50, при слабом — на 20 %. При сильном затенении уже через 50—70 ч концентрация углеводов снижалась в 4—6 раз. На фоне снижения углеводов концентрация азота нитратов резко повышалась, а содержание восстановленного азота либо несколько увеличивалось, либо оставалось неизменным. Кроме того, реакция растений на затенение зависела от возраста. У молодых растений она была выражена сильнее, чем у более зрелых (рис. 20). Рис. 21 дает представление о реакции на затенение различных органов молодых растений. Дыхание листовых пластинок и стеблей с влагалищами листьев уменьшалось в равной степени и составляло 55—60 % от контроля на 3—4-е сутки после сильного затенения. Уменьшение дыхания корней в первые 3—4 сут было выражено сильнее, чем у надземных органов, но затем скорость выделения CO₂ в корнях несколько повышалась и устанавливалась на уровне 50—60 % от контроля.

Мы проанализировали зависимость дыхания от содержания неструктурных сахаров и восстановленного азота (N_в) в биомассе растений. В фазах кущения и колошения—цветения связь дыхания

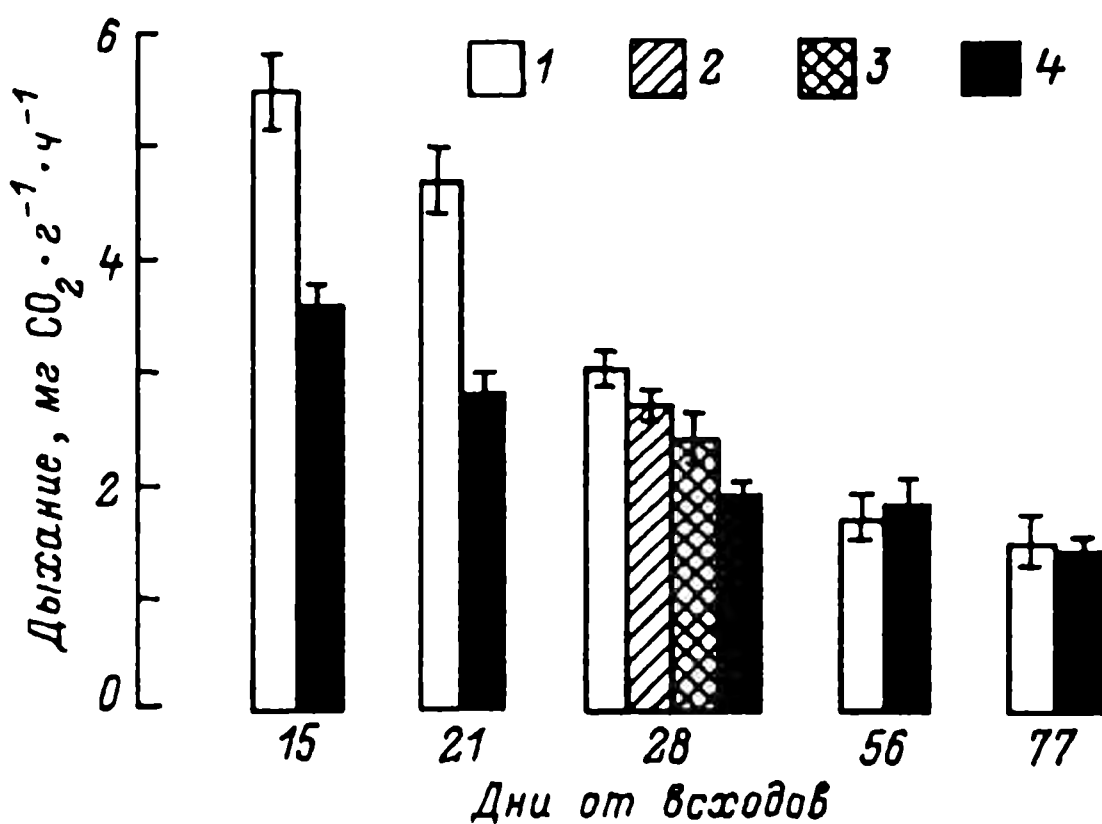


Рис. 20. Влияние затенения в разные периоды вегетации на дыхательную способность растений *Lolium multiflorum*.

1—4 — как на рис. 19.

Fig. 20. Effects of shade during different vegetation periods on the specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of *Lolium multiflorum* plants.

1—4 — as in fig. 19.

с углеводами хорошо описывается уравнением линейной регрессии (рис. 22, а, б). В период созревания связь между этими показателями была несущественной (рис. 22, в). Как и следовало ожидать, изменение дыхания растений при затенении не зависело достоверно от содержания N_в в биомассе (рис. 22, г—е).

Затенение растений приводило к снижению скорости роста (табл. 8). В период колошения относительный прирост опытных растений после 3—4 сут слабого затенения был на 25 % ниже, чем у контрольных. При умеренном затенении скорость роста уменьшалась в 2—3 раза, а при сильном прирост растений практически отсутствовал. Зависимость дыхания от относительной скорости роста свидетельствует о тесной связи между этими показателями (табл. 9).

Итак, моделирование условий, в которых проявляется связь дыхания с углеводами, позволило установить, что скорость выделения CO₂ снижалась прямо пропорционально уменьшению содержания растворимых углеводов только у молодых растений. У зрелых растений интенсивность дыхания достоверно не зависела от концентрации углеводов в биомассе. Эти результаты согласуются с данными, свидетельствующими о более тесной корреляции дыхания с содержанием углеводов в быстрорастущих тканях (терминальная меристема, кончики корней) по сравнению с завершившими рост листовыми пластинками у овсяницы высокой при длительном (8 и 20 сут) выдерживании ее в темноте (Moser et al., 1982). У сои, которую подвергали дефолиации или затенению, дыхание также

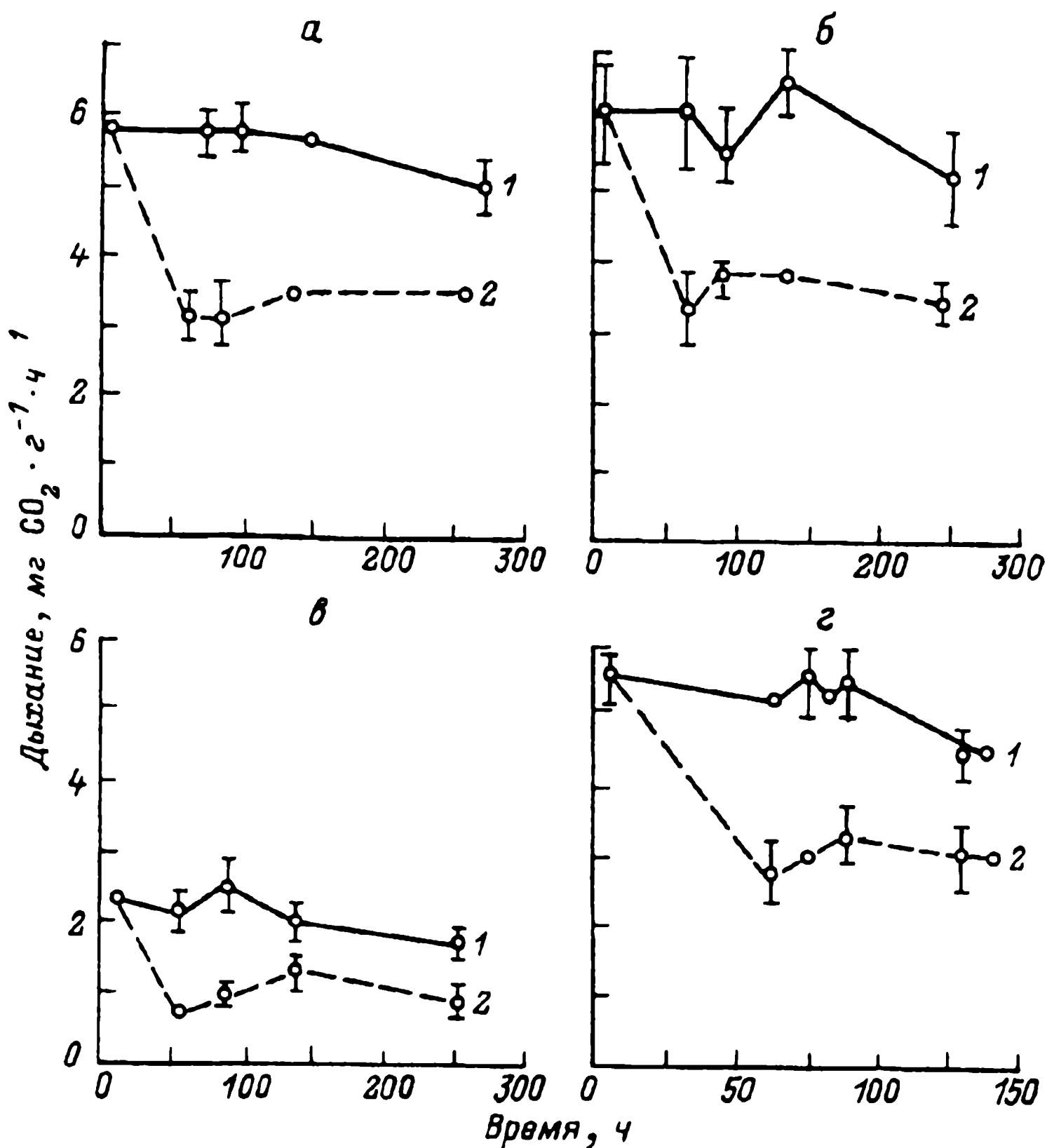


Рис. 21. Влияние сильного затенения в фазе кушения на дыхательную способность органов растений *Lolium multiflorum*.

а — целое растение, б — листья, в — корни, г — стебли и влагалища листьев; 1 — контроль, 2 — опыт.

Fig. 21. Effects of deep shading during tillering on the specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of *Lolium multiflorum*.

Whole plant (a), leaves (б), roots (в), stems and leaf sheath (г). 1 — nature light, 2 — shading.

сильнее коррелировало с содержанием углеводов в тех органах, где доминировали процессы роста (Fader, Koller, 1984).

В некоторых работах высказывалось предположение, что деятельность меристем не прекращается в условиях, когда растения длительно содержатся в темноте, так как не исключается возможность вторичного перераспределения ассимилятов (Robson, Parsons, 1981; Moser et al., 1982). Это, по всей видимости, справедливо и по отношению к райграсу, способному запасать значительное количество неструктурных углеводов (Лавриненко и др., 1990). Следует, однако, иметь в виду, что измерение дыхания на целых

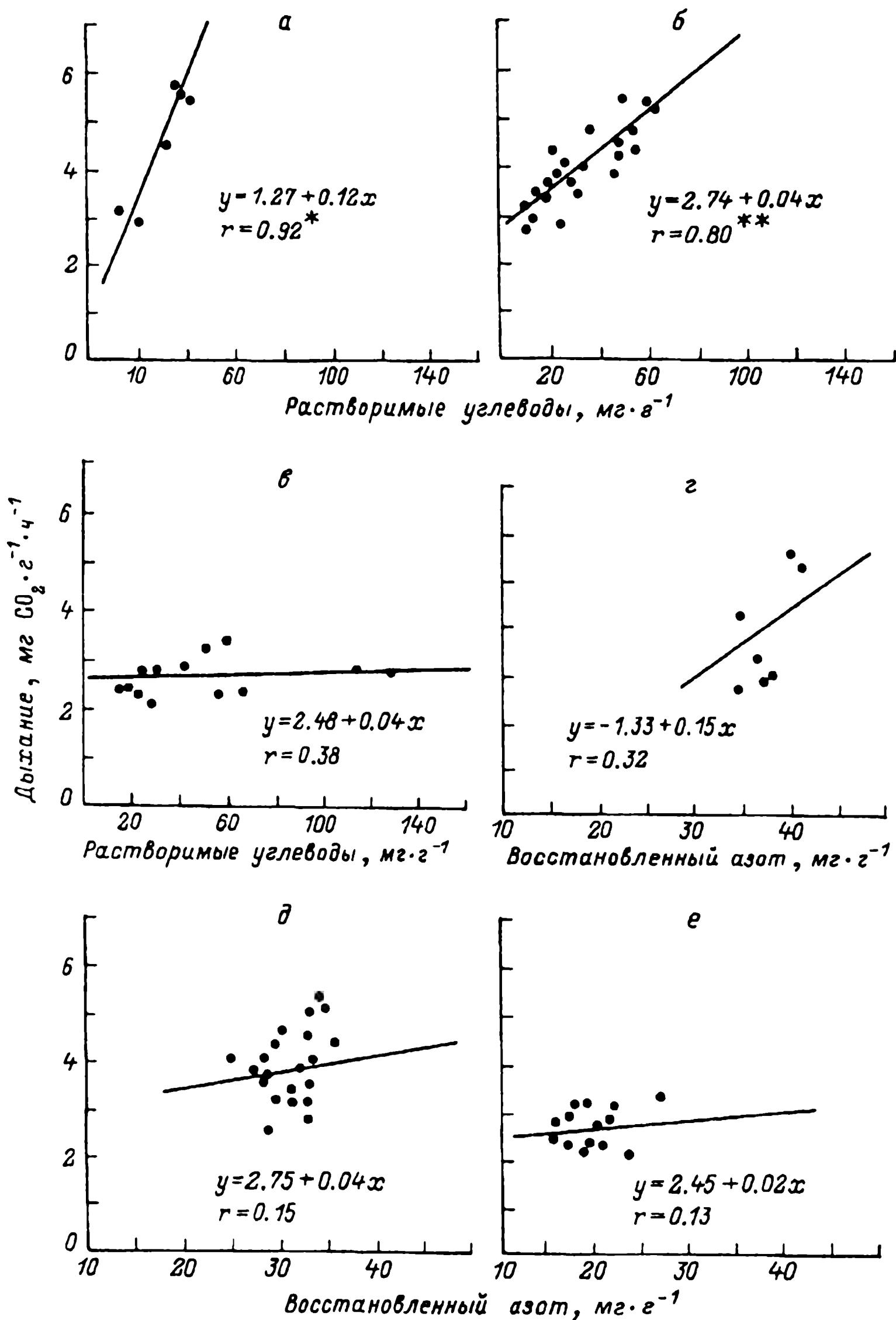


Рис. 22. Взаимосвязь дыхания с содержанием растворимых углеводов (а—в) и восстановленного азота (г—е) в растениях *Lolium multiflorum*. а, г — кущение—начало колошения; б, д — цветение; в, е — начало созревания семян. * и ** — r значим на уровне 0.05 и 0.01 соответственно.

Fig. 22. Respiration rate (mg CO₂/g DW per hour) as function of tissues soluble carbohydrates content (а—в, mg/g DW) and tissues organic nitrogen content (г—е, mg/g DW) during tillering (а), blooming (б) and seed maturing (в) of *Lolium multiflorum*.

ТАБЛИЦА 8

Влияние освещенности на относительную скорость роста (г/г · сут) райграса в фазе колошения (опыты с затенением)

Освещенность, % к естественной	Густота стояния, растений/м ²	
	350	900
100	0.108	0.081
60	0.079	0.063
35	0.033	0.043
10	0.000	0.000

Примечание. Масса контрольных растений 0.58 и 0.29 г в разреженном и загущенном посевах соответственно. Средняя величина относительной скорости роста определена с ошибкой $\pm 15\%$.

растениях меньше зависит от процессов роста в меристематических зонах, так как доля последних в общей биомассе сравнительно невелика.

В опытах с райграсом нами установлено, что независимо от возраста растений минимальный уровень неструктурных углеводов при сильном затенении составлял $12-15 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. Р. Н. Salgio и А. Pradet (1980) отмечали, что при низкой концентрации углеводов фосфат-акцепторный контроль в отделенных корешках кукурузы не работал. По данным Н. Lambers (1985), дыхание, ограничиваемое содержанием дыхательного субстрата, осуществляется только по цитохромному пути, т.е. без участия альтернативного пути.

Многие авторы (Beevers, 1970; Farrar, 1985b) склоняются к мнению, что в условиях ограниченного содержания субстрата проявляется иерархия процессов, которые дыхание обеспечивает энергией. Разбирая вопросы, касающиеся проблемы регуляции дыхания целого растения, J. F. Farrar (1985b) предположил, что сами энергопотребляющие процессы могут быть чувствительны к концентрации углеводов и поэтому сопряженное с ними дыхание косвенно реагирует на углеводный статус растений.

В этом аспекте важны данные о высокой корреляции дыхания с относительной скоростью роста при затенении молодых растений райграса (см. табл. 9). Они свидетельствуют о том, что связь дыхания с фондом неструктурных углеводов опосредована через рост. Ростовые процессы при затенении ограничиваются, по всей видимости, не уменьшением доступного для дыхания субстрата, а вследствие дефицита углеродных цепочек, необходимых для новообразования биомассы. Полученные данные экспериментально подтверждают представления о том, что углеводы влияют на дыхание не столько прямо (как дыхательные субстраты), сколько опосредованно — через рост, потребности которого в интермедиах и энергетических эквивалентах обеспечиваются за счет дыхания.

ТАБЛИЦА 9

Корреляция между дыханием и относительной скоростью роста в опытах с затенением растений райграса однолетнего

Год	Фаза	a	b	r
1988	Колошение	0.243 ± 0.014	0.044 ± 0.001	0.99
	Цветение	0.317 ± 0.113	0.036 ± 0.003	0.89
1989	Колошение	0.249 ± 0.079	0.036 ± 0.005	0.91
	Цветение	0.231 ± 0.009	0.031 ± 0.003	0.96

Примечание. Приведены данные опытов на посевах с густотой стояния 350 растений м^{-2} ; a , b — коэффициенты уравнения регрессии: $y = ax + b$, где x — относительная скорость роста (отн.ед.сут $^{-1}$); y — скорость выделения CO_2 , выраженная в эквивалентах глюкозы ($\text{г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$); r — коэффициент корреляции.

Приемом затенения часто пользуются в физиологических экспериментах с растениями, в том числе для разделения дыхания на функциональные составляющие (см. гл. 5). При этом возникает вопрос, действительно ли растения сохраняют белковый статус (содержание и скорость оборота белков-ферментов). Косвенно об этом можно судить по изменению содержания восстановленного азота (N_v). Как показали наши данные, концентрация N_v в биомассе опытных растений оставалась постоянной. Другими словами, в условиях, ведущих к убыли неструктурной биомассы (растворимых углеводов), состав структурной биомассы какое-то время сохранялся. Возрастание в биомассе затененных растений концентрации N_v как неиспользованного для роста субстрата может свидетельствовать о сокращении синтезов *de novo*.

Таким образом, получены новые экспериментальные данные по одному из важных вопросов, касающихся регуляции дыхания целого растения. Тот факт, что в условиях продолжительного затенения не зрелые, а молодые растения показывали тесную связь дыхания с фондом неструктурных углеводов, свидетельствует об опосредованном через рост значении углеводов для регуляции дыхания. Этот вывод справедлив для случаев лимитирования скорости роста дефицитом углеродных скелетов (субстрата). Остается не вполне ясным, как будет реагировать дыхание на увеличение в растениях субстрата. Значение этого вопроса выходит далеко за рамки рассматриваемой проблемы. Предсказываемое повышение концентрации CO_2 в атмосфере и потепление климата могут способствовать повышению ассимиляции, а следовательно, увеличению поступления субстрата в растения, произрастающие в умеренных и средневысоких широтах.

Дыхание и азот. Азот входит в состав множества важных органических соединений — аминокислот, белков, нуклеиновых кислот. Его содержание в биомассе отражает состояние метаболических систем и колеблется в зависимости от вида, возраста рас-

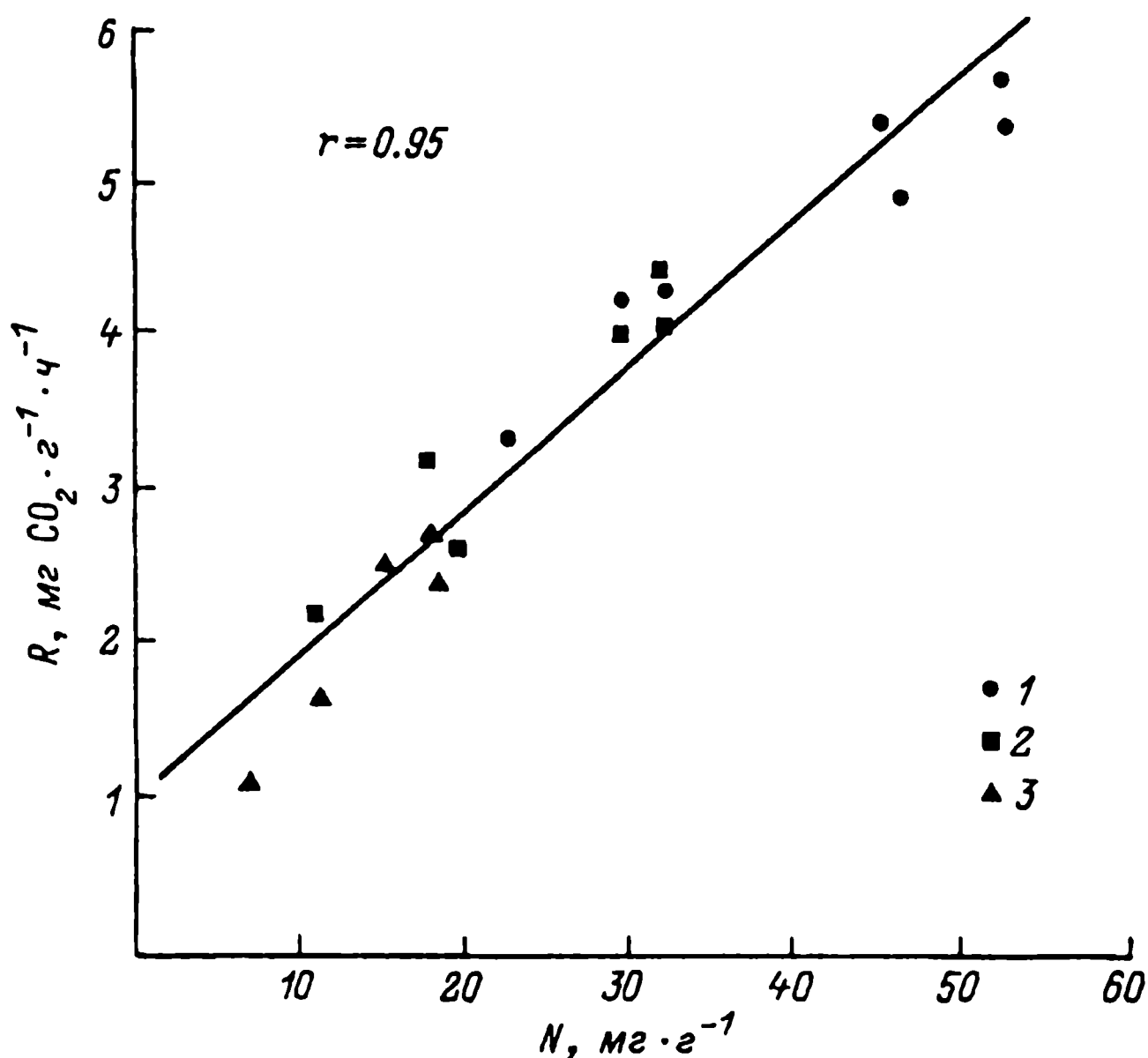


Рис. 23. Взаимосвязь дыхания с содержанием общего азота в растениях *Rhaponticum carthamoides*.

1 — листья, 2 — стебли, 3 — подземная часть.

Fig. 23. Respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of *Rhaponticum carthamoides* as function of tissues nitrogen concentration (mg/g).

1 — leaves, 2 — stems, 3 — underground part.

тений и условий минерального питания от 1 до 5 % от сухой массы.

Растения реагируют на дополнительное азотное питание ускорением роста побегов относительно роста корней, повышением площади листьев (Radin, 1983; Hirose, Kitajima, 1986). С содержанием азота тесно коррелируют фотосинтетическая активность и дыхание растений (Natr, 1975; Evans, 1983; Куперман, 1984). В ряде работ показана положительная связь дыхания с содержанием азота (Джеймс, 1956; Куперман, 1984; Amthor, 1986; Kishitani, Shibbles, 1986; Голик, 1990; Кошкин, 1992). По нашим данным (Головко и др., 1996; Гармаш, Головко, 1997), дыхание органов растения *Rhaponticum carthamoides* сильно коррелировало с содержанием в них азота (рис. 23). Эту связь можно описать линейной регрессией. Листовые пластинки содержали в 2.5 раза больше азота и дышали вдвое интенсивнее, чем корни. Промежуточное положение занимали черешки и жилки.

Тесная положительная взаимосвязь дыхания с содержанием восстановленного азота была показана нами (Головко и др., 1992) и для *Lolium multiflorum* (табл. 10, рис. 24). Хотя зависимость

ТАБЛИЦА 10

Коэффициенты уравнения линейной регрессии ($y = ax + b$)

Орган	a	b	S^2
Листья	$0.444 \pm 0.011^{***}$	$1.28 \pm 0.32^{***}$	0.18
Стебли	$0.203 \pm 0.016^{***}$	0.21 ± 0.22	0.84
Корни	$0.120 \pm 0.014^{***}$	$-0.33 \pm 0.15^*$	0.22
Колосья	$0.340 \pm 0.058^{***}$	$-3.14 \pm 1.00^{**}$	0.32

Примечание. x — содержание восстановленного азота, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$; y — скорость выделения CO_2 , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; S^2 — среднее квадратичное отклонение данных. Коэффициенты регрессии a , b значимы при уровнях существенности: * — 0.05, ** — 0.01, *** — 0.001.

дыхания от содержания азота можно было описать линейной регрессией ($y = ax + b$) для всех органов, коэффициенты уравнения линейной регрессии для разных органов сильно отличались. Так, для листьев и стеблей величина коэффициента « b », равная отрезку, отсекаемому по оси ординат, была положительной, а для корней и колосьев — отрицательной. Если связь между дыханием и содержанием азота в биомассе обусловлена прямыми затратами дыхательного субстрата на синтез *de novo* и поддержание белкового статуса растений (Penning de Vries, 1975a, 1975b), то достоверное отличие коэффициента « b » от нуля (см. табл. 10) может иметь физиологический смысл. Для листьев, например, это может

ТАБЛИЦА 11

Дыхание органов *Lolium multiflorum* в зависимости от содержания восстановленного азота

Восстановлен- ный азот, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$	Листья		Стебли		Колосья		Корни	
	1	2	1	2	1	2	1	2
60	3.9	10.3	—	—	—	—	—	—
50	3.5	11.0	—	—	—	—	—	—
40	3.0	12.0	—	—	—	—	—	—
35	2.8	12.8	—	—	—	—	—	—
30	2.6	13.7	—	—	—	—	—	—
25	2.4	15.0	4.9	30.1	30.1	33.9	—	—
20	—	—	3.9	30.4	3.66	28.9	—	—
15	—	—	2.8	29.9	1.96	20.7	1.5	15.5
10	—	—	1.8	28.9	0.26	4.1	0.87	13.8
5	—	—	0.8	25.7	—	—	0.27	8.5

Примечание. 1 — $\text{мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} ; 2 — $\text{мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ белка ч^{-1} . Данные по дыханию приводятся только для реальных значений концентраций восстановленного азота в органе.

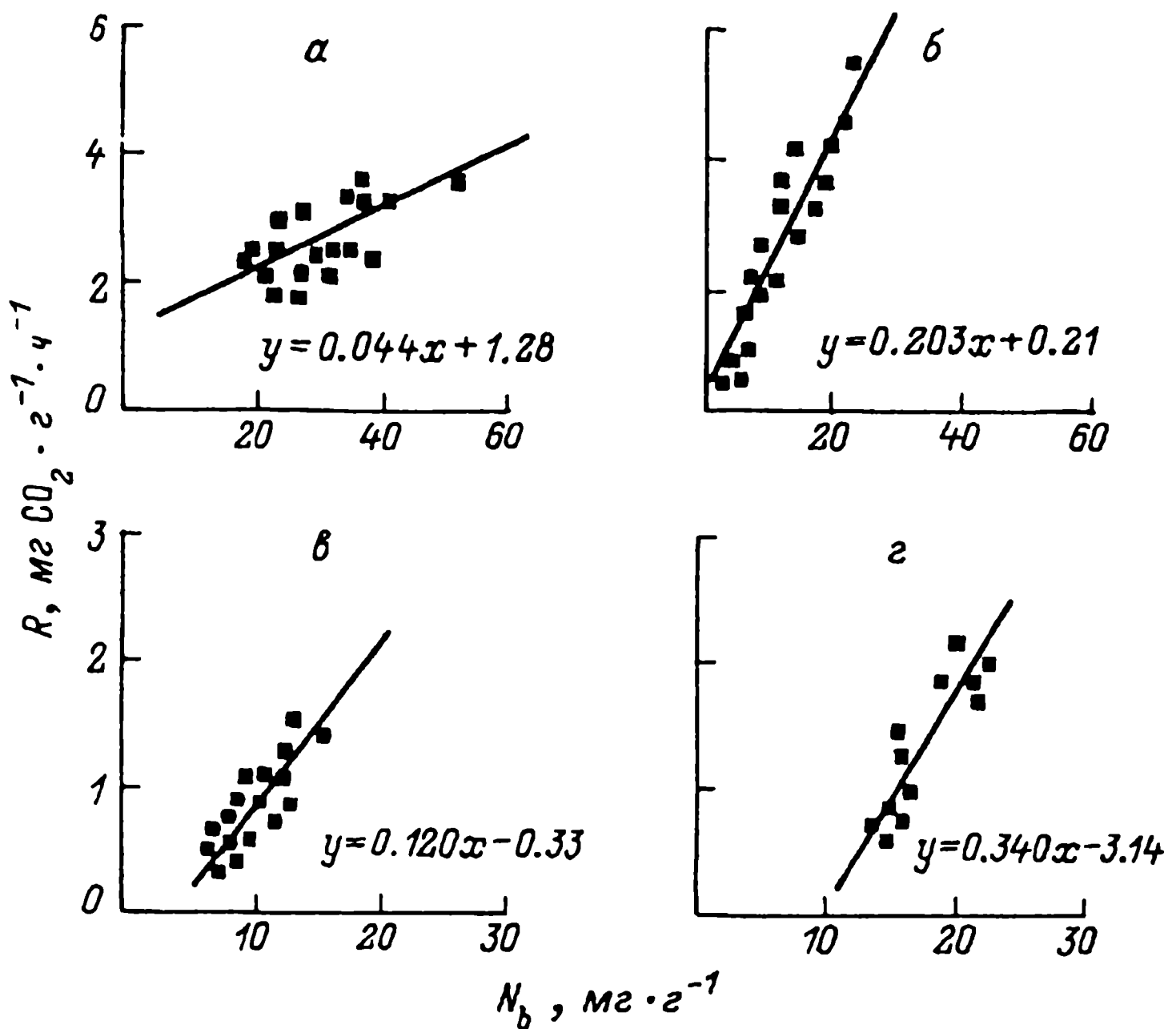


Рис. 24. Взаимосвязь дыхания с содержанием восстановленного азота в листьях (а), стеблях (б), корнях (в) и колосьях (г) *Lolium multiflorum*.

Fig. 24. Respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20°C) as function of organic nitrogen content (mg/g) in leaves (а), stems (б), roots (в) and ears (г) of *Lolium multiflorum*.

быть связано с высокой скоростью оборота белка и/или их донорной функцией.

При расчете данных на единицу белка (табл. 11) дыхательная способность листовых пластинок оказывается ниже, чем стеблей или колосьев. Это свидетельствует о более низкой дыхательной цене белка листьев, значительная часть которого представлена ферментами фотосинтетического аппарата. Вероятно, поддержание фотосинтетической машины осуществляется при участии фотосинтеза.

Повышение дыхания в расчете на белок по мере снижения концентрации восстановленного азота в листьях отражает, по всей видимости, возрастание доли дыхания, связанной с другими функциями листьев, например экспортной.

Стебли отличались от листьев более низким содержанием белка, но дыхательная цена его была в 2—3 раза больше, чем у листьев (см. табл. 11). Не исключено, что скорость оборота белка выше при низком его содержании. Проба «стебли» включала в себя влагалища листьев и формирующийся колос (до фазы колошения). Следова-

тельно, она содержала значительную долю меристематических тканей, характеризующихся высокой метаболической активностью. С физиологических позиций представляется вероятным, что высокая дыхательная цена стеблей в расчете на единицу белка отражает также затраты, связанные с транспортной и распределительной функциями.

Как отмечалось выше, дыхательная способность стеблей в расчете на единицу сухой массы постоянно снижалась в онтогенезе растений и составляла в конце вегетационного периода менее 20 % от величины, измеренной у растений в начале фазы кущения. Однако в расчете на единицу белка дыхательная способность стеблей снижалась незначительно (на 10—15 %), что свидетельствует о сохранении сравнительно высокой дыхательной цены структурной биомассы стеблей вплоть до фазы созревания семян.

Как и стебли, корни показывают значительное (в 5 раз) онтогенетическое падение дыхательной способности в расчете на единицу сухой биомассы. Онтогенетический дрейф дыхания меньше выражен при расчете на единицу белка. Однако если стебли снижали в онтогенезе дыхательную способность на 10—15 %, то у корней дыхательная цена белка падала после колошения—цветения почти вдвое. По-видимому, это обусловлено резким снижением активности систем, обеспечивающих поглощение элементов минерального питания, которое у злаков чаще всего наступает после цветения (Якушев и др., 1987). На связь между этими процессами указывает тот факт, что после скашивания отмечалось повышение дыхательной способности корней (см. рис. 12), обусловленное новым ростом и интенсивным поглощением ионов, необходимых для отрастания надземной части.

Что касается колосьев, то примечательно резкое снижение (в 5 раз) дыхательной цены белка в период созревания семян. Логично предположить, что оно отражает синтез запасных белков, которые характеризуются более низкими потребностями поддержания по сравнению с белками-ферментами. Поэтому вполне закономерно, что свободный член регрессии N_b на дыхание колосьев (см. табл. 10) имеет отрицательное значение.

Эффекты азота на дыхание проявляются через разные механизмы: размер и структуру митохондрий (Романова, Коробочкина, 1981), активность дыхательных ферментов (Анисимов и др., 1980), соотношение гликолиза и пентозофосфатного пути (Конькова и др., 1975). Полагают, что изменение дыхания с повышением синтеза азотистых соединений происходит вследствие усиления ростовых процессов. Однако в литературе очень мало данных, характеризующих количественно эти взаимосвязи на уровне целого растения (Куперман, 1984; Amthor, 1986).

Мы (Головко, Добрых, 1993) исследовали связь дыхания и роста с содержанием азота в биомассе *Lolium multiflorum*. Для варьирования содержания азота в биомассе растения выращивали на делянках площадью 12 м² при 3 уровнях азотного питания: без добавки минерального азота, при внесении 3 и 12 г N/м². Калий и фосфор

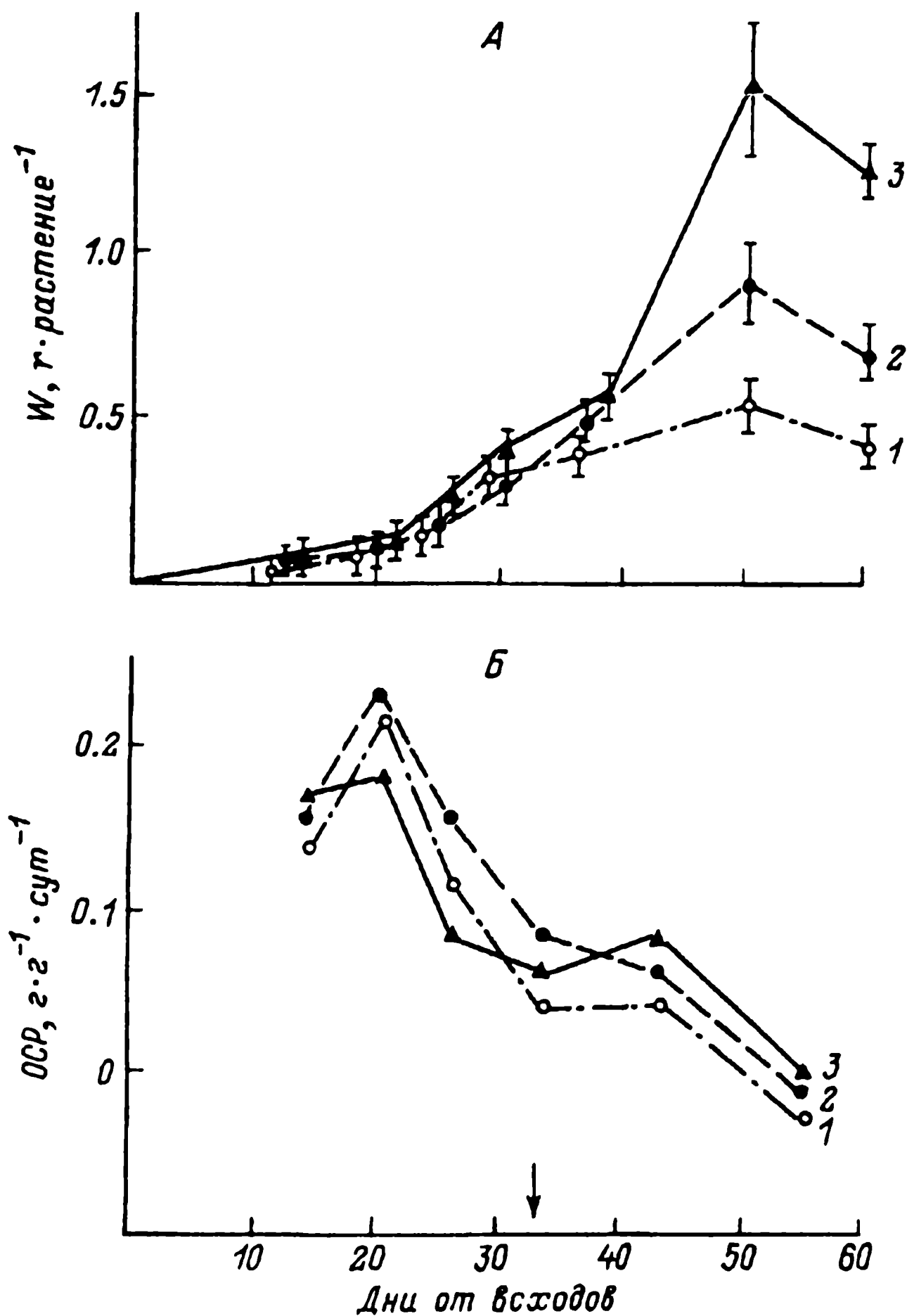


Рис. 25. Динамика накопления сухой массы (А) и относительной скорости роста (Б) растений *Lolium multiflorum*, произрастающих без добавки минерального азота (1) и при внесении азота в дозе 3 и 12 г/м² (2 и 3 соответственно). Стрелкой показано начало фазы колошения.

Fig. 25. Dynamics of dry biomass accumulation (А, g) and relative growth rate (Б, d⁻¹) of *Lolium multiflorum* plants growing without mineral nitrogen fertilization (1) and with application of nitrogen fertilizer by 3 and 12 g/m² doses respectively (2 and 3). Arrow indicates the beginning of earing.

вносили в дозе 9 г/м² действующего вещества. Каждый вариант имел по 6 повторностей. В течение вегетационного периода измеряли дыхание растений, накопление биомассы и содержание различных форм азота.

На рис. 25 приведены кривые накопления сухой биомассы в онтогенезе растений. Разница между вариантами в накоплении

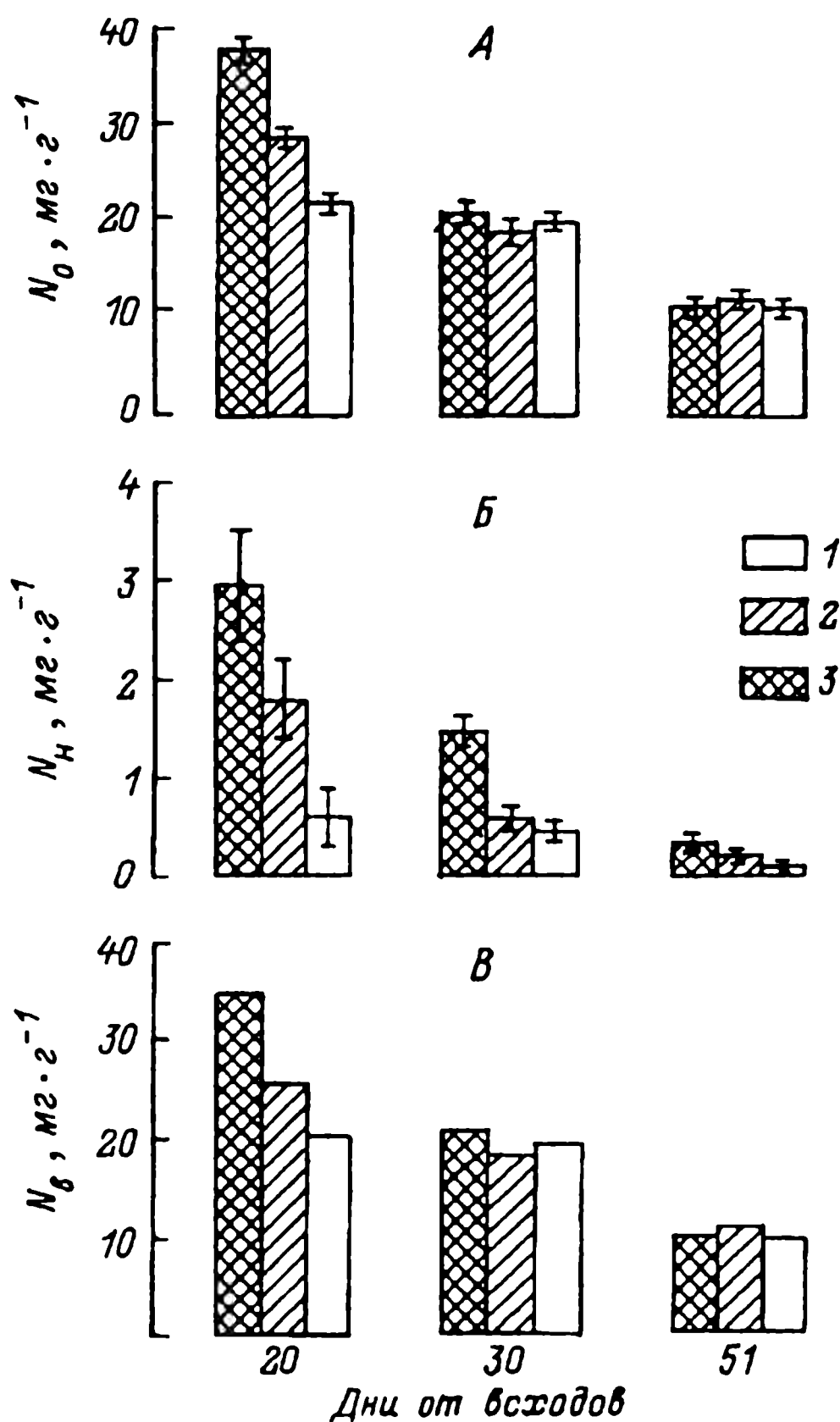


Рис. 26. Влияние азотного питания на содержание общего (А), нитратного (Б) и восстановленного (В) азота в биомассе *Lolium multiflorum*.

1—3 — как на рис. 25.

Fig. 26. Effects of nitrogen feeding on the concentration of total (A, mg/g), nitrate (Б, mg/g), and organic nitrogen (В, mg/g) in biomass of *Lolium multiflorum* plants.

1—3 — as in fig. 25.

сухой массы увеличивалась по мере роста растений. К моменту созревания растения с хорошо удобренных делянок втрое превышали по массе растения, не получившие азотного удобрения. Уровень обеспеченности азотом влиял и на относительную скорость роста. Хорошо обеспеченные азотом растения сохраняли более высокую скорость роста во второй половине вегетационного периода.

Уровень азотного питания существенно повлиял на содержание азота в биомассе молодых растений (рис. 26). Растения, выращенные без добавки минерального азота, содержали в расчете на

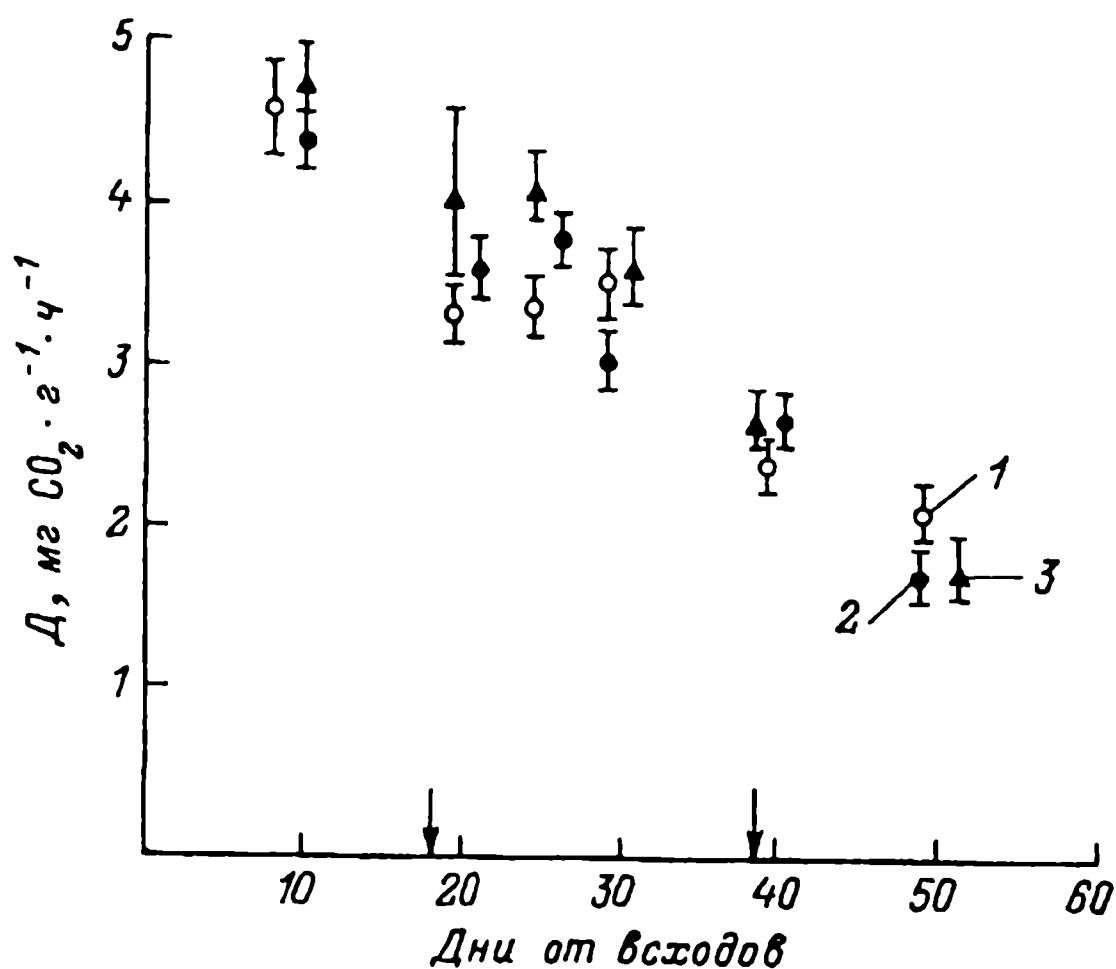


Рис. 27. Дыхательная способность растений *Lolium multiflorum*, произрастающих при разной обеспеченности минеральным азотом.

1—3 — как на рис. 25.

Fig. 27. Specific respiration rate of *Lolium multiflorum* whole plants (mg CO₂/g DW per hour) are growing at different nitrogen supply.

1—3 — as in fig. 25.

единицу биомассы вдвое меньше общего азота и в 5 раз меньше азота нитратов. Как и следовало ожидать, концентрация всех форм азота снижалась в онтогенезе растений. Снижение содержания общего азота происходило вследствие уменьшения концентрации восстановленного азота и убыли азота нитратов. К фазе колошения растения разных вариантов не различались по содержанию в биомассе восстановленного азота.

Скорость выделения CO₂ в первые недели роста достигала 5 мг · г⁻¹ · ч⁻¹ (рис. 27). К фазе цветения дыхание снизилось вдвое. Достоверных различий в скорости дыхания растений с удобренных делянок и растений, не получивших добавку минерального азота, не было выявлено.

В табл. 12 приведены данные об интенсивности дыхания надземных органов райграса. Только листовые пластинки хорошо обеспеченных азотом растений дышали интенсивнее, чем у растений, выращенных на низком азотном фоне. Однако из-за небольшой доли (35 %) листовых пластинок в общей биомассе они не могли существенно изменить дыхание целого растения.

Таким образом, в наших опытах добавка минерального азота приводила к увеличению концентрации общего азота в молодых растениях, но мало влияла на дыхание. Частично это можно объяснить тем, что азот накапливался в форме нитратов. Имеется немало работ, в которых не было обнаружено каких-либо изменений ды-

ТАБЛИЦА 12

Скорость дыхания органов растений райграса однолетнего в фазу
колошение—цветение, мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы ч (при 20 °C)

Орган	Вариант		
	1	2	3
Листья	2.68 ± 0.06	2.50 ± 0.09	$3.38 \pm 0.22^*$
Стебли	1.23 ± 0.02	1.13 ± 0.10	1.17 ± 0.05
Колосья	2.32 ± 0.08	2.37 ± 0.10	2.48 ± 0.10
Целое растение	2.07 ± 0.16	1.74 ± 0.11	1.90 ± 0.13

Примечание. 1 — без добавки минерального азота; 2 и 3 — соответственно 3 и 12 г $\text{N}/\text{м}^2$. * — различия существенны при $P \leq 0.05$.

хательного газообмена в ответ на внесение азота или они носили противоположный характер (Cary, 1977; Repka, 1979; Migus, Hunt, 1980; Nak, Natr, 1987). По мнению К. Mengel (1983), реакция дыхания на дозу азота зависит от морфологических и физиологических особенностей растений.

Онтогенетические изменения дыхания (рис. 27) и скорости роста (см. рис. 25) коррелировали с концентрацией восстановленного азота в биомассе растений. При этом зависимость дыхания и роста от азота можно аппроксимировать одной и той же функцией (табл. 13). Среди трех функций, которым адекватны экспериментальные данные, мы отдаем предпочтение гиперболической. Она наиболее полно удовлетворяет представлениям о зависимости роста растений от содержания азота в биомассе (Hirose, Kitajima, 1986).

В области низких концентраций восстановленного азота (до $15\text{--}20 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) относительная скорость роста возрастает быстрее, чем при значениях $\text{N}_\text{в}$ свыше $20 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ (рис. 28). Величина относительной скорости роста приближалась к нулевому значению при

ТАБЛИЦА 13

Коэффициенты регрессии концентрации восстановленного азота на скорость
дыхания (А) и относительную скорость роста (Б)

Функция	А			Б		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>
$y = a + b \ln(x)$	−2.28	1.45	0.96 ± 0.02	−0.50	0.20	0.90 ± 0.07
$y = a + b/x$	4.48	−28.21	0.96 ± 0.03	0.28	−3.09	0.88 ± 0.07
$y = a + bx$	1.03	0.10	0.94 ± 0.04	−0.13	−0.01	0.88 ± 0.07

Примечание. *r* — коэффициент корреляции; коэффициенты *a* и *b* имеют ту же размерность, что и функция (*y*): для А — y , мг $\text{CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; для Б — y , $\text{г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$; *x*, мг $\text{N}_\text{в} \cdot \text{г}^{-1}$.

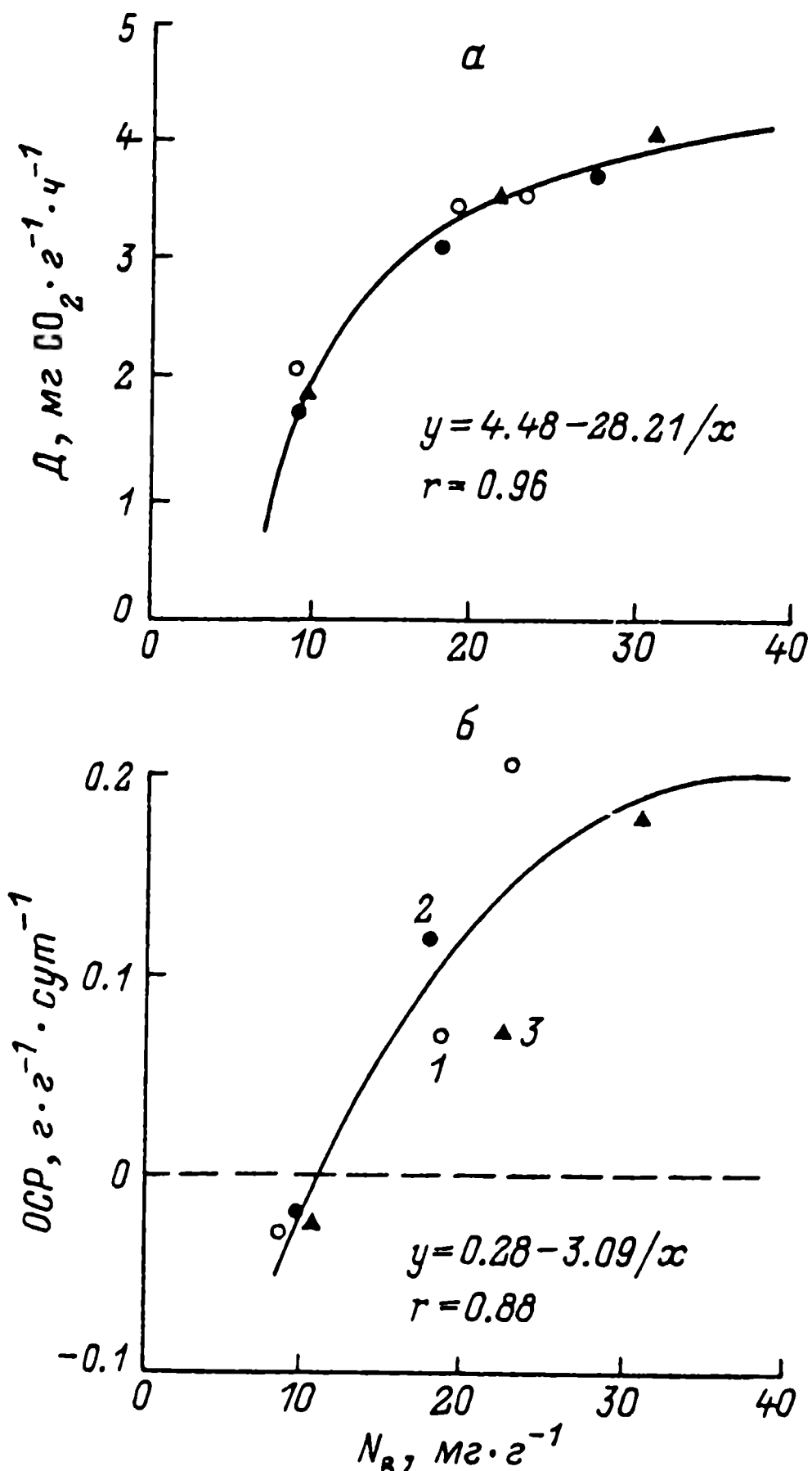


Рис. 28. Дыхание (а) и относительная скорость роста (б) как функции восстановленного азота в биомассе целого растения *Lolium multiflorum*. 1—3 — как на рис. 25.

Fig. 28. Specific respiration rate (а, mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) and relative growth rate (б, d⁻¹) as functions of organic nitrogen concentration (mg/g) in plant biomass of *Lolium multiflorum*. 1—3 — as in fig. 25.

N_B около 10 мг · г⁻¹. Дыхание, как и рост, падает сильнее при уменьшении концентрации восстановленного азота в интервале от 20 до 10 мг · г⁻¹, чем от 30 до 20 мг · г⁻¹. Скорость выделения CO₂ приближается к нулевому значению при концентрации N_B около 5 мг · г⁻¹. Примерно такое же содержание N_B отмечено в биомассе растений райграса в фазу полного созревания семян (Лавриненко и др., 1990).

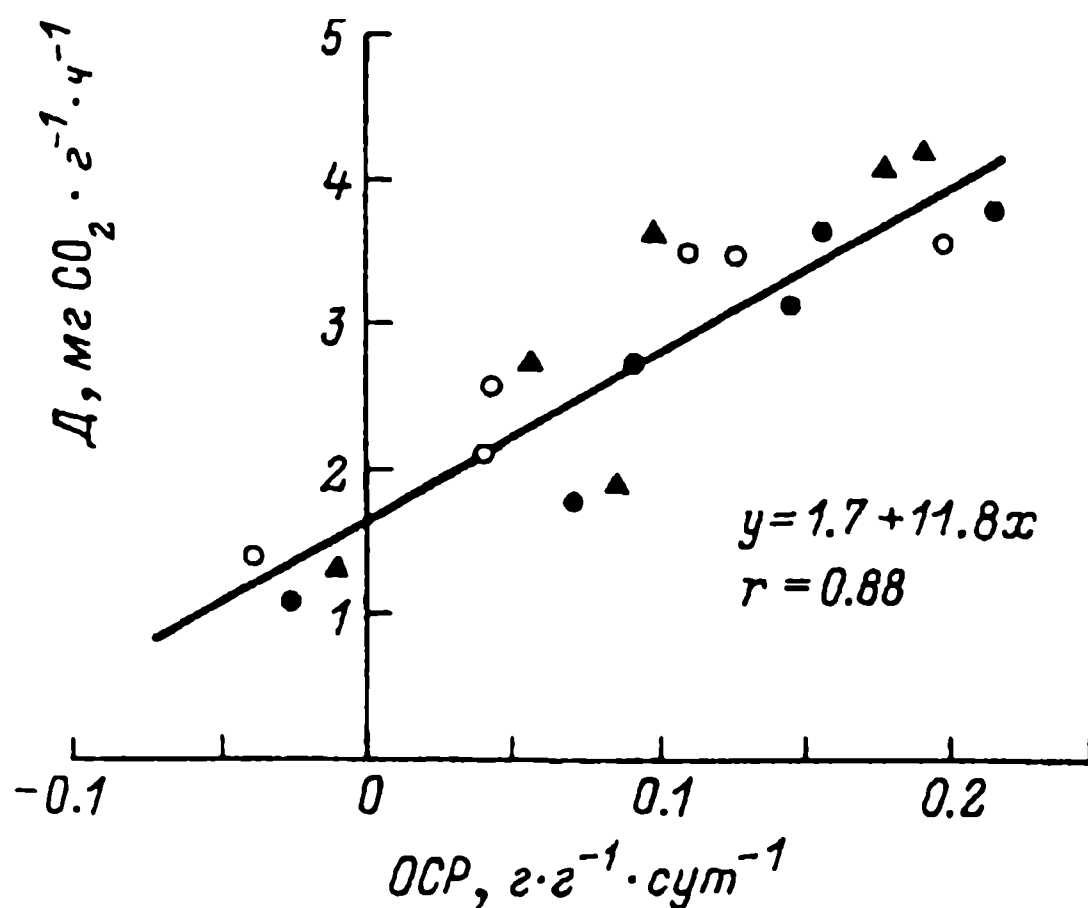


Рис. 29. Дыхание *Lolium multiflorum* как функция относительной скорости роста. Обозначения как на рис. 28.

Fig. 29. Specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) as function of relative growth rate (d⁻¹) of *Lolium multiflorum*. Indications as in fig. 28.

В работах Т. Hirose (1988a, 1988b) путем моделирования показано, что увеличение относительной скорости роста с повышением концентрации общего азота связано с изменением чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ). Относительный вклад ЧПФ в изменение скорости роста менялся с увеличением концентрации общего азота (N₀) вследствие того, что кривая взаимосвязи ЧПФ с N₀ насыщалась при N₀ свыше 2 % (Hirose, Kitajima, 1986).

Чистая продуктивность фотосинтеза характеризует прирост биомассы в расчете на единицу площади листьев в единицу времени. Другими словами, ЧПФ является результирующей баланса фотосинтеза листьев и дыхания в фотосинтезирующих тканях. Наши данные (рис. 28) показали, что скорость дыхания возрастает незначительно при N_в свыше 20 мг · г⁻¹, или 2 % сухой массы. Это позволяет предположить, что в модели (Hirose, 1988a) насыщение ЧПФ при концентрации N_в свыше 2 % не является следствием непропорционального увеличения дыхательной нагрузки. Это, скорее, результат снижения фотосинтеза из-за разрастания листовой поверхности и взаимного затенения листьев. В наших опытах с райграсом растения с неудобренных делянок имели площадь листьев вдвое ниже по сравнению с хорошо обеспеченными азотом растениями.

В пользу того, что зависимость дыхания и роста от N_в имеет однотипный характер, может свидетельствовать линейная взаимосвязь между дыханием и ростом (рис. 29). Следует отметить, что все величины, полученные в вариантах с разной обеспечен-

ностью растений азотом, ложатся на одну кривую. Однотипный характер онтогенетических изменений дыхания и скорости роста от содержания восстановленного азота в биомассе растений позволяет полагать, что связь дыхания с азотом опосредована через рост.

Заключение. Многочисленные экспериментальные данные об усилении дыхания при индукции энергопотребляющих процессов (ассимиляция аммония, транспорт, поглощение солей, биосинтез и т.п.) согласуются с представлениями о контроле дыхания циклом АДФ—АТФ. Вместе с тем имеется немало сведений о зависимости дыхания целого растения от количества доступного субстрата. Дыхание растений обычно усиливается на ярком свете или при повышении концентрации CO_2 в атмосфере, т. е. в условиях, обеспечивающих высокий фотосинтез.

Изучение зависимости дыхания от содержания субстрата (неструктурных углеводов) и азота показало, что эти факторы взаимодействуют с дыханием через рост. Улучшение снабжения растений фотосинтатами и азотом способствует росту их массы. Крупные растения выделяют больше CO_2 при дыхании, хотя скорость дыхания в расчете на единицу массы может и не меняться (как это имело место в опытах с райграсом). В онтогенезе растений дыхание и рост снижались в соответствии с уменьшением концентрации азота в биомассе.

Таким образом, факторы, способные влиять на рост и развитие, оказывают регуляторное воздействие и на дыхание. Это согласуется с общебиологическими представлениями о ведущей роли процессов роста в регуляции и интеграции функций растительного организма.

4. Экологические аспекты регуляции дыхания

Дыхание, как процесс, связанный с различными сторонами жизнедеятельности растений, и центральное звено общего метаболизма, зависит от многих факторов внешней среды. Следует, по-видимому, ожидать, что в ряде случаев влияние на дыхательную активность тех или иных факторов будет опосредовано через реакции процессов и функций, которые дыхание обеспечивает метаболитами и энергетическими эквивалентами (АТФ и НАД(Ф)Н). Поэтому нередко, чтобы понять ответ дыхания растения и/или отдельных органов на внешние воздействия, приходится анализировать реакции «критических» или, точнее, специфических функций, имея в виду, что по своей природе само дыхание является одним из наиболее устойчивых процессов. Стрессовые условия, подавляя общую метаболическую активность и рост, могут усиливать дыхание для целей репарации повреждения, синтеза специфических метаболитов, выполняющих защитные функции.

4.1. Температура

Температура считается одним из ведущих экологических факторов. Она не только влияет на все стороны жизнедеятельности (фотосинтез, дыхание, рост, поглощение и ассимиляцию элементов минерального питания, водообмен), но часто определяет саму возможность существования тех или иных видов в конкретных природных условиях. В природе действует целый комплекс факторов, но способность растения адаптироваться к температуре имеет решающее значение.

В определенном диапазоне температуры изменение скорости метаболических реакций подчинено правилу Вант-Гоффа, согласно которому

$$Q_{10} = (K_2/K_1)^{[10(T_2 - T_1)]},$$

где K_1 и K_2 — скорости реакции при температурах T_1 и T_2 соответственно.

Хотя скорость простых химических реакций увеличивается экспоненциально с температурой, большинство биологических процессов имеет определенный температурный оптимум, выше которого происходит снижение скорости реакции.

Температурная зависимость дыхания изучается давно. Основные закономерности, выявленные в более ранних работах, обобщены в сводках (Kuiper, 1910; Джеймс, 1956; Forward, 1960) и стали классическими. Согласно этим представлениям, усиление дыхания с повышением в эксперименте температуры от 0 до 35 °C подчиняется правилу Вант-Гоффа и может быть описано экспоненциальной функцией. Считается, что такой характер зависимости обусловлен скоростью темновых реакций за счет увеличения активности дыхательных ферментов. Если другие факторы не являются стрессовыми для растения, то интенсивность дыхания растения в течение суток следует за изменениями температуры (рис. 30). Величина температурного коэффициента дыхания Q_{10} в диапазоне температуры 15—25 °C обычно варьирует около 2. Это означает, что энергия активации составляет примерно 12 ккал/моль. Следует отметить, что и в ранних (Джеймс, 1956), и более поздних (Семихатова и др., 1976; Головкин, 1982; Назаров и др., 1988; Иванова и др., 1989) работах было показано плавное уменьшение величины Q_{10} с повышением температуры у большого числа видов растений. В области температуры 5—15 °C величина $Q_{10} > 2$, а в области температуры выше 25 °C — $Q_{10} < 2$. Причины такого изменения величины Q_{10} — от изменения физических условий для диффузии газов до лимитирования дыхания при высокой температуре количеством дыхательного субстрата — не вполне ясны.

Некоторые авторы (Арциховская, Рубин, 1954; Tieszen, 1973) предположили, что в интервале температур, к которым растение адаптировано, величины Q_{10} выше. Однако при более детальном

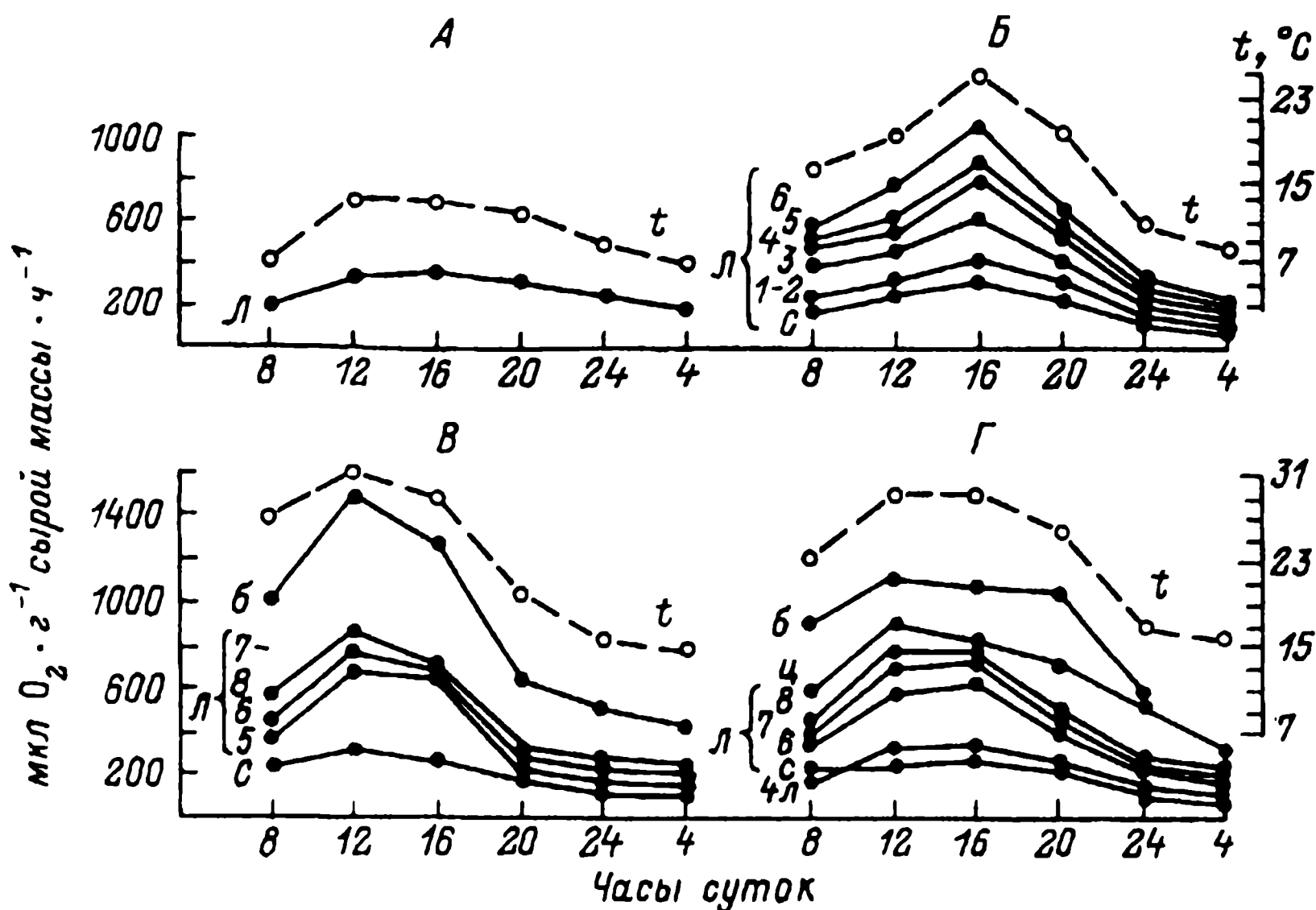


Рис. 30. Суточная динамика дыхания растений *Trifolium pratense* второго года жизни в фазы отрастание—начало стеблевания (А), стеблевание (Б), бутонизация (В), массовое цветение (Г).

По оси ординат: справа — интенсивность дыхания при температуре среды, слева — температура воздуха; л — листья, чл — черешки листьев, с — стебли, б — бутоны, ц — цветки. 1, 2,... — номер листа, считая от основания побега.

Fig. 30. Daily dynamics of specific respiration rate ($\mu l O_2/gFW$ per hour at environmental temperatures) of *Trifolium pratense* second-year plants during regrowth (А) tillering (Б), budding (В), blooming (Г).

Leaves (л), leaf petals (чл), stems (с), buds (б), flowers (ц). 1, 2,... — leaf number, beginning from the base of shoot.

рассмотрении, при анализе вырвирования ошибки определения величины Q_{10} , это предположение не подтвердилось (Семихатова, 1959; Иванова и др., 1989).

В опытах на листьях молодых растений пшеницы были получены данные, позволяющие полагать, что величина Q_{10} зависит от углеводного статуса (Azcon-Bieto, Osmond, 1983). Величина Q_{10} в области температуры 8—42 °C была постоянной и равнялась примерно 2, если листья отбирали для опыта в конце ночи (продолжительный период темноты). После периода интенсивного фотосинтеза величина Q_{10} темнового дыхания изменялась следующим образом: при температуре ниже 20 °C она повышалась до 3, при температуре выше 20 °C — снижалась до 1.4. Подобная закономерность была отмечена ранее для фасоли (Breeze, Elston, 1978). По мнению Н. Lambers (1985), такой характер изменения Q_{10} может быть связан с участием альтернативного пути дыхания, который

обычно активизируется с понижением температуры на фоне высокого содержания углеводов.

Другое объяснение может быть предложено с позиций современных представлений о функциональных составляющих суммарного дыхания. В дыхании высших растений выделяют по крайней мере две составляющие: дыхание роста и дыхание поддержания. Подробно этот вопрос будет рассмотрен в главе 5. Здесь же укажем, что температурная зависимость дыхания роста, видимо, сходна с температурной зависимостью самого процесса роста, оптимум которого для большинства растений умеренной зоны находится в диапазоне 15—28 °С. Снижение дыхания, связанное с ростом, при температурах свыше 30 °С может являться одной из причин уменьшения Q_{10} в области супероптимальных для роста температур. По данным И. А. Куперман и Е. В. Хитрово (1977), теплоустойчивость ростовой составляющей дыхания ниже, чем дыхания поддержания. Значения $Q_{10} > 2.5$ в области пониженных температур связаны, возможно, с изменениями энергии активации и скорости оборота ферментов в условиях повышения вязкости протоплазмы и частичного перехода липидов мембран из жидкокристаллического в твердое состояние.

Показано, что характер температурной кривой дыхания зависит от продолжительности действия температуры на исследуемый объект (Семихатова, Денько, 1960; Семихатова, 1968, 1995; Юдина и др., 1983). Продолжительность экспозиции растительного материала при данной температуре (особенно в супероптимальной области) может сильно повлиять на положение кардинальных точек (минимума, оптимума и максимума) кривой на температурной шкале. Поэтому для характеристики отношения дыхания к температуре и выявления повреждающей температуры был обоснован показатель «критическая температура» (КТ), который учитывает фактор времени.

Критическая температуры — это самая наименьшая из супероптимальных температур, которая за 1 ч приводит к снижению скорости дыхания на 30 % (Семихатова, 1995; Семихатова, 1998). Сравнительно низкая величина КТ дыхания (35—40 °С) обнаружена у большого числа растений Арктики и Субарктики (Иванова и др., 1989; Семихатова, 1998). Критическая температура дыхания растений жарких пустынь достигала 50—55 °С (Семихатова, Алексеева, 1979; Вознесенский, Юдина, 1983).

Следует заметить, что в отдельных случаях точно определить величину КТ дыхания довольно трудно, что связано с активацией митохондриальных окислительных систем (Иванова и др., 1989). На рис. 31 приведены полученные нами (Головко, 1982) температурные кривые дыхания 2 видов злаковых трав: *Alopecurus pratensis* и *Poa pratensis*. Обе кривые имеют выраженный максимум: максимальная величина скорости дыхания при 1.5-часовой экспозиции у мятлика была отмечена при 40, а у лисохвоста — при 45 °С. Дальнейшее повышение температуры до 48—50 °С снижало дыха-

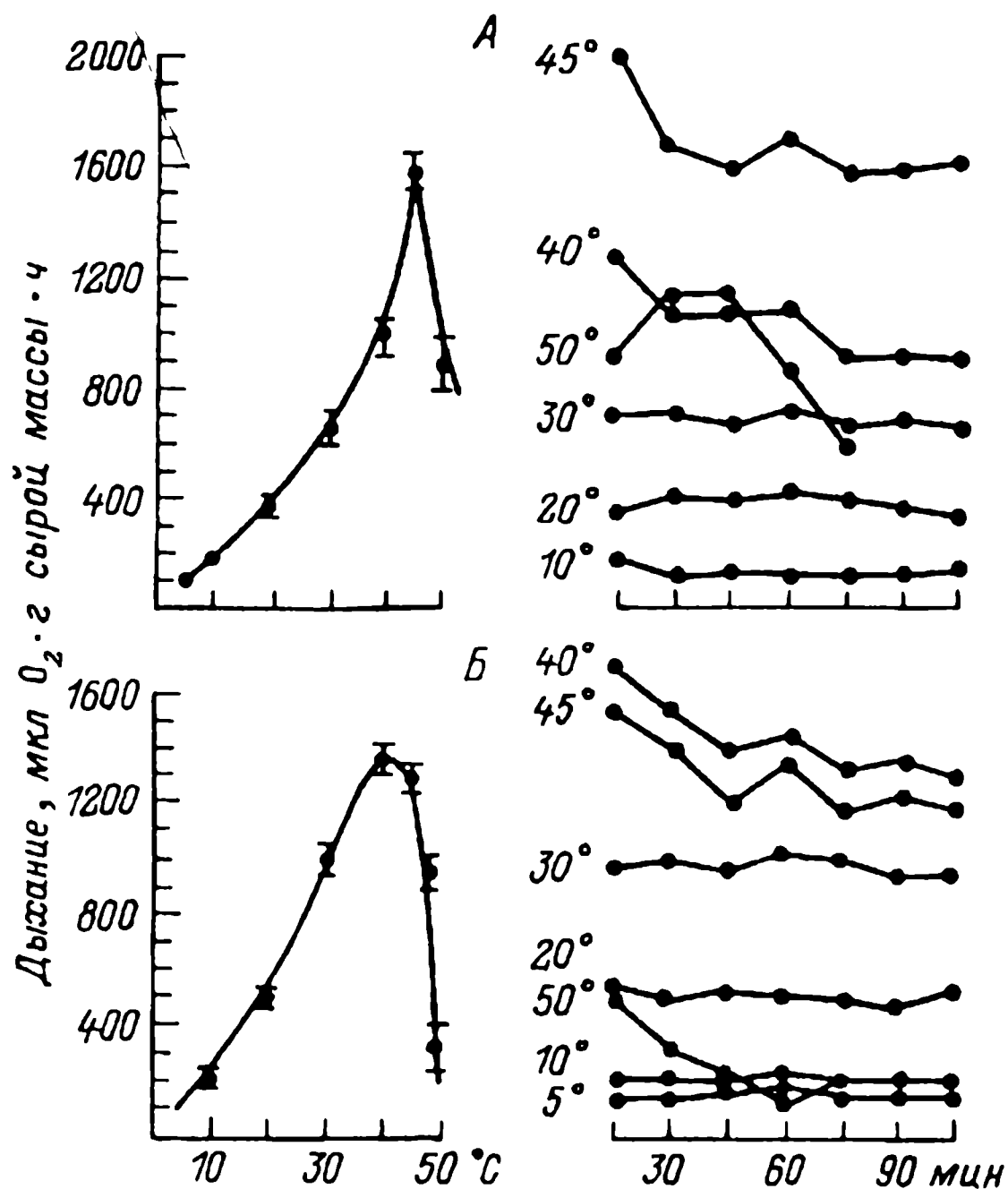


Рис. 31. Влияние температуры на скорость дыхания листьев *Alopecurus pratensis* (А) и *Poa pratensis* (Б).

Справа — средняя величина поглощения O_2 при экспозиции образцов к заданной температуре в течение 1.5 ч, слева — временная динамика поглощения O_2 листьями.

Fig. 31. The effect of temperature on respiration rate ($\mu l O_2/g$ FW per hour at 20 °C) of *Alopecurus pratensis* (A) and *Poa pratensis* (B) leaves.

To the right — mean rate of O_2 consumption at exposition of the samples the given temperature for 1.5 hours, to the left — dynamics of O_2 consumption in the leaves during 90 min at different temperatures.

ние, особенно сильно у мятлика. У обоих видов ровный ход дыхания отмечали в интервале температуры от 5 до 30 °C. При 40 °C дыхание листьев лисохвоста еще сравнительно ровное, у мятлика колебания были более выражены. С повышением температуры до 48—50 °C и у лисохвоста, и у мятлика скорость дыхания становилась ниже, чем при 45 °C, и колебалась во времени. При этом дыхание лисохвоста подавлялось высокой температурой не столь значительно, как у мятлика. Стимуляция дыхания при 45 °C и ход дыхания при 50 °C дают основание предполагать, что при высокой температуре в поглощении O_2 листьями лисохвоста помимо митохондриальных участвовали и другие системы. Об этом же свидетельствовало побурение листьев лисохвоста, которое отмечали после 1.5-часовой экспозиции при 48 °C. Изменения дыхания при

высокой температуре, подобные тем, которые наблюдались у лисохвоста, ранее были обнаружены нами (Головко, 1978б) и у клевера красного. Высокая, повреждающая листья температура приводила к активированию в цитоплазме ферментов полифенол-оксидазной системы (Шаркова и др., 1985).

Что касается пониженных температур, то их эффект на дыхание зависит от степени холодоустойчивости растений, их способности к акклиматизации, продолжительности и глубины низкотемпературного стресса, скорости снижения температуры и других факторов. Согласно современным представлениям (Lyons, 1973; Александров, 1975; Levitt, 1980; Jones, 1992), низкие повреждающие температуры вызывают фазовый переход липидов мембран из жидкокристаллического состояния в состояние твердого геля. В результате возрастает энергия активации мембранно-связанных ферментов, сокращается снабжение клетки энергией, нарушается общий метаболизм и прекращается движение цитоплазмы. Изменение проницаемости мембран приводит к утечке электролитов и нарушению баланса ионов. Накапливаются токсические метаболиты (ацетальдегид, этанол и др.). Продолжительный низкотемпературный стресс приводит к необратимым повреждениям и гибели клеток и тканей. Однако после кратковременного воздействия возможно восстановление метаболизма.

В литературе имеются сведения, что у чувствительных к пониженной температуре видов тропического и субтропического происхождения низкотемпературный стресс (8—12 °С) приводит к сдвигу дыхательного коэффициента (соотношение CO_2/O_2) ниже единицы (Wilson, 1978), увеличению энергии активации (изменение наклона кривой Аррениуса) (Lyons, 1973; Öquist, Martin, 1986).

Многие авторы (Семихатова, 1956; Larcher, 1981) отмечали усиление скорости дыхания во время и особенно после воздействия низкой температурой. По данным W. Larcher, M. Bodner (1987), измеренное при 20 °С дыхание листьев трех отличающихся по холодоустойчивости генотипов теплолюбивого орнаментального вида *Saintpaulia ionantha* после выдерживания растений в течение 24 ч при 6 °С было выше, чем у контрольных, в 1.3—2 раза. Даже в течение 40 ч после действия пониженной температуры дыхание не снизилось до исходного уровня. Особенно сильная реакция дыхания была отмечена у наиболее чувствительного к низкотемпературному стрессу генотипа. Следует отметить, что по сравнению с листьями корневища реагировали на пониженную температуру значительно слабее.

С. М. Kiener и W. J. Bramlage (1981) исследовали последствие температуры на дыхание гипокотиля *Cucumis sativus*. По данным этих авторов, повышенное дыхание в первые часы после 48-часовой экспозиции при 2 °С было связано с активацией альтернативного пути.

На 2 видах картофеля К. L. Steffen и J. P. Palta (1986) показали, что реакция листьев на длительную экспозицию растений при

пониженной температуре (24 сут при 5 и 2 °С соответственно днем и ночью) зависела не только от холодоустойчивости вида, но и от освещенности. При радиации 400 $\mu\text{моль/м}^2 \cdot \text{с}$ оба вида повышали скорость дыхания листьев: у холодоустойчивого *Solanum acaule* Bift. дыхание усиливалось на 80 %, у менее устойчивого *Solanum tuberosum* L. (сорт Красный Понтик) — на 50 % от контроля (20/15 °С). Дыхание обоих видов почти не реагировало на понижение температуры, если растения находились на слабом свете (40 $\mu\text{моль/м}^2 \cdot \text{с}$). Важно отметить, что и на слабом, и на сильном свете пониженная температура меньше влияла на фотосинтетическую активность листьев *S. acaule*, чем на *S. tuberosum*. По мнению авторов, способность поддерживать фотосинтез является важным фактором акклиматизации *S. acaule* к пониженным температурам, а реакция дыхания связана с использованием фотосинтетических интермедиатов в дыхательном метаболизме. Известно также, что при акклимации к пониженным температурам у устойчивых видов усиливается синтез низкомолекулярных белков и других криопротекторных веществ (сахароза, свободные аминокислоты), изменяется изоферментный состав. Все эти изменения тесно связаны с дыханием, в ходе которого образуются необходимые метаболиты и энергия.

Многие водные покрытосеменные умеренной зоны зимуют в водоемах (озеро, пруд), сохраняя листья и оставаясь физиологически активными. По данным W. E. Spencer, R. G. Wetzel (1993), дыхание зимних и летних растений *Ceratophyllum demersum* L. возрастало с увеличением температуры от 5 до 25 °С. При этом зимние растения втрое превышали летние по дыхательной активности, но скорость фотосинтеза у них была очень низкой. Авторы предположили, что акклимация растений включала изменение в распределении белка: снижение активности РБФ-карбоксилазы и увеличение активности ферментов цикла Кребса.

Зрелые листья некоторых видов травянистых высокогорных растений, отличающихся высокой морозоустойчивостью, были способны сохранять нормальную или обратимо меняющуюся интенсивность дыхания после 3-часового действия отрицательной температуры –8 или –10 °С (Семихатова, 1956). Хвойные древесные виды, произрастающие в бореальной зоне, восстанавливали не только нормальное дыхание, но и фотосинтез после воздействия температурами ниже –20 °С (Pisek, Winkler, 1958), семена же некоторых видов способны к прорастанию, а следовательно, к активации дыхательной системы, после выдерживания в жидком азоте при температуре –196 °С.

Устойчивость к температурному стрессу имеет комплексную природу и находится под генетическим контролем. Многие растения способны адаптироваться к экстремальным температурам. При этом происходят существенные изменения общего метаболизма. У многих видов при адаптации к низким положительным температурам происходит накопление веществ-криопротекторов (раствори-

мые сахара, аминокислоты, полиамины, неферментные белки) (Guy, 1990). Меняются физиологические свойства мембран и изоферментный состав белков, усиливается синтез отдельных белков. Могут менять свою активность некоторые ключевые ферменты, ответственные за дыхание. Множеству дыхательных дегидрогеназ свойственна дифференциальная чувствительность к пониженным температурам. По-видимому, большое значение для адаптации растений к холоду имеет регуляторная точка в гликолизе на уровне фосфофруктокиназы. Кроме этого фермента растения имеют пирогосфатзависимую фосфотрансферазу, которая может функционировать как киназа с фруктозо-6-фосфатом или как фосфатаза с фруктозо-1,6-фосфатом (см. гл. 2). В результате этот фермент может работать в двух направлениях (в гликолизе и по пути глюконеогенеза), контролируя тем самым ток углерода на дыхание и на синтез сахаров, что важно для адаптации растений к пониженным температурам.

При холодовой акклимации отмечена и экспрессия гена, кодирующего синтез белка, высокомолекулярного белка АТФ-зависимой *фосфоенолпируваткарбоксилазы* (Saez-Vasques et al., 1995). Этот фермент играет ключевую роль в пути глюконеогенеза, ответственного за синтез глюкозы из пирувата, образовавшегося в ходе гликолиза.

4.2. Водный дефицит

Во всем мире существуют территории, где растения подвергаются действию засухи. Увеличение степени аридности рассматривается как одно из последствий деятельности человека в сценарии глобального изменения климата. Хотя выполнено немало исследований по влиянию водного дефицита на процессы жизнедеятельности растений, трудно дать общую характеристику реакции дыхания на водный стресс. Причина состоит в том, что природные виды и культуры сильно отличаются по своей способности противостоять недостатку воды.

По J. Levitt (1972), можно выделить три основных типа стратегии: бегство, избегание и толерантность. Растения первой группы переживают период засухи в виде семян, которые быстро прорастают с началом сезона дождей. Наиболее яркие представители данной группы — пустынные однолетники, некоторые однолетние культуры и пастбищные виды. Растения второй группы (эпифиты, пустынные суккуленты), чувствительные к обезвоживанию, стараются избегать водного дефицита. Они запасают много воды, когда она доступна, и расходуют ее очень экономно. Некоторые виды формируют глубокую и хорошо развитую корневую систему. Другие контролируют потерю воды, формируя мелкие листья. При длительном водном стрессе устьица почти полностью закрываются, чтобы сохранить более благоприятный водный баланс. У толерантных к

водному стрессу растений обычно включаются механизмы осмотического регулирования (накопление пролина, бетаина и других осмотиков). В результате ткани могут выдерживать более сильное обезвоживание (летальная величина относительного содержания воды равна 25 % и меньше) (Freitas, 1997). К толерантным (устойчивым) к водному стрессу относятся многие тропические многолетние травы (C_4 -виды и бобовые C_3 -виды).

Критерием засухоустойчивости для культурных растений является не только их способность к выживанию, но и к образованию урожая. Н. И. Вавилов (1931, цит. по: Вавилов, 1966) разделил по этому признаку культуры на три группы. К первой, наиболее устойчивой, были отнесены виды, способные давать урожай даже в острозасушливые годы (просо, сорго, нут, чина, донник, желтая люцерна, суданка). Вторую, среднеустойчивую, группу составили важнейшие продовольственные растения: пшеница, ячмень, кукуруза, рожь, фасоль. В группу слабоустойчивых, способных давать урожай только при хорошей водообеспеченности, были включены овес, рис, горох, соя, бобы. Следует иметь в виду, что не только культуры, но и сорта могут различаться по степени засухоустойчивости.

Действие водного стресса на растения проявляется в снижении роста (Kriedemann, 1986). Наиболее чувствительна фаза роста растяжением. В результате сокращается площадь листовых пластинок. При сильном стрессе, действующем в период заложения примордиев и начале роста листьев, возможно торможение пролиферации (Кумаков, Игошин, 1995). У многих видов водный стресс ведет к ингибированию фотосинтеза. Быстрая реакция фотосинтеза на обезвоживание связана с закрыванием устьиц. Этим объясняется, например, полуденная депрессия поглощения CO_2 при повышенной температуре и низкой атмосферной влажности (Schulze et al., 1972). При водном дефиците листа, близком к точке завядания, закрывание устьиц, по всей видимости, контролируется количеством апопластной АБК (Raschke, 1982; Schulze, 1986). Кроме устьичного контроля поглощения CO_2 и транспирации существует контроль на уровне распределения углерода. Например, на фоне снижения общей биомассы возрастает соотношение корня/побеги (Evenari et al., 1977). В последнее время корни рассматриваются как первичные сенсоры водного дефицита (Freitas, 1997).

Физиологические и морфофизиологические изменения в растениях отражаются и на дыхании. В опытах с пшеницей (Хитрово, Куперман, 1973) показано, что прогрессирующая засуха снижала дыхание. Дыхательная способность всех органов растений, испытывавших засуху, была ниже, чем у контрольных. Дыхание листьев прекращалось при влажности 20 %. По мере нарастания засухи дыхание листьев и корней слабее реагировало на температуру: величина температурного коэффициента Q_{10} у опытных растений была ниже, чем у контрольных. Величина дыхательного коэффициента (CO_2/O_2) практически не изменялась. По мнению авторов,

снижение дыхания при прогрессирующей засухе происходило не только за счет подавления активности ферментов, но и за счет увеличения в общей биомассе растений, подвергнутых стрессу, доли механических тканей, некротических зон.

Исследования, проведенные на двух сортах пшеницы (Kaul, 1966), отличающихся по стойкости к засухе, показали, что при медленно возрастающем водном дефиците скорость выделения дыхательной CO_2 вначале повышалась. Дальнейшее обезвоживание сопровождалось снижением дыхательной активности растений.

Т. Kobata и S. Takami (1986) установили, что при умеренном водном стрессе (водный потенциал листьев — 0.4 МПа) дыхание растений *Oryza sativa* L. составило 4.3 мг $\text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{сут}$. При сильном обезвоживании (водный потенциал листьев — 1 МПа) дыхание растений возросло почти втрое. Разница в дыхании сохранялась и после продолжительного (10 сут) выдерживания растений в темноте. О повышении дыхательной активности тканей при обезвоживании сообщалось и в более ранних работах (Штокер, 1967; Жолкевич, 1968).

Л. Абдурахманов и Л. Н. Алексеева (1975) проанализировали зависимость дыхания пустынных растений от водообеспеченности тканей, сопоставив интенсивность дыхания с величиной водоудерживающей способности в опытах с искусственным обезвоживанием (подсушивание на воздухе при комнатной температуре). У растений со слабой водоудерживающей способностью, вегетация которых приурочена к влажному периоду (большинство эфемеров), дыхание усиливалось в процессе обезвоживания. У растений весенне-летней вегетации, с более высокой водоудерживающей способностью (большинство кустарников и полукустарников, часть эфемероидов и поздневегетирующие эфемеры), активирование дыхания было незначительным или оно сразу же начинало снижаться.

Подводя итоги изучения дыхания пустынных растений, О. А. Семихатова и Л. Н. Алексеева (1979) выделили 3 типа реакции дыхания при обезвоживании листьев: 1) по мере потери воды клетками дыхание сначала усиливалось, потом снижалось; 2) несмотря на потерю воды, дыхание не изменялось; 3) постепенное обезвоживание клеток сопровождалось неуклонным снижением дыхания. Группы растений с одинаковой реакцией дыхания на обезвоживание не совпадали с группами, выделенными по ритмике развития, экологии или по типу жизненной формы.

Мы (Головко, 1978а) исследовали влияние обезвоживания на дыхание листьев мезофита *Trifolium pratense* L. Опыты проводили на растениях сорта Печорский улучшенный второго года жизни в фазу стеблевания (4—6 ярусов листьев) и в фазу начала цветения (8—9 ярусов листьев). Данный период соответствует наиболее активному росту и накоплению сухого вещества клевером, и поэтому недостаток воды в это время может особенно сильно повлиять на его продуктивность (Швецова, 1987). Пробу листьев с

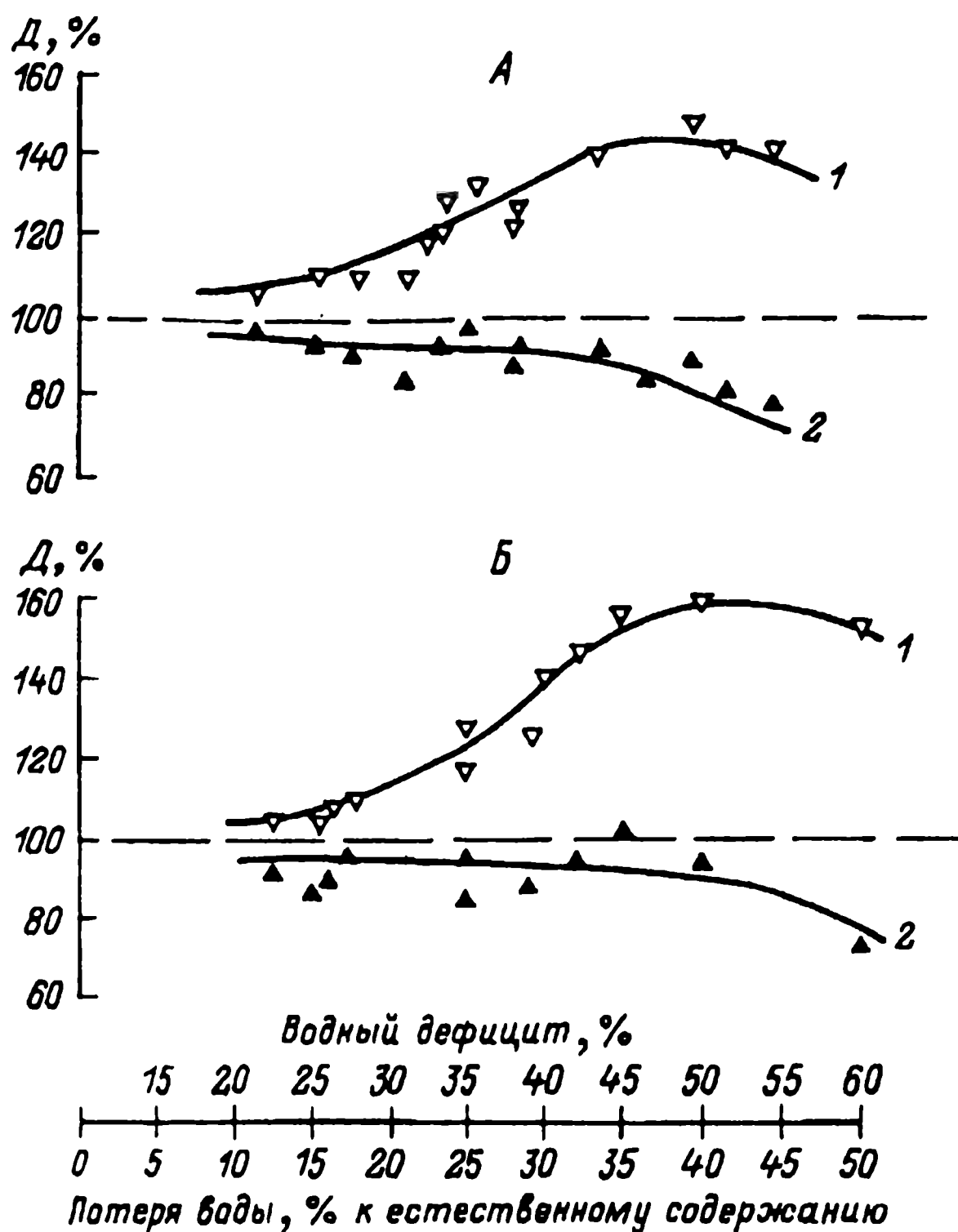


Рис. 32. Изменение дыхания листьев *Trifolium pratense* L. при обезвоживании в фазы стеблевания (А) и цветения (Б).

Данные выражены в процентах к дыханию контрольных образцов: 1 — в расчете на единицу сырой массы, 2 — в расчете на единицу сухой массы.

Fig. 32. Effects of dehydration on respiration rate (1, 2 per FW and DW, respectively) of *Trifolium pratense* leaves during tillering (A) and blooming (B). The data are presented as percentage to the non-dehydrated samples.

большого количества растений (около 50) собирали в утренние часы, когда их водный дефицит составлял в среднем 10—15 %. Обычно это были закончившие рост листья верхних ярусов. Часть пробы подвергали искусственному подсушиванию продолжительностью от 30 мин до 7 ч при комнатной температуре. Контролем служили листья с естественной оводненностью. Дыхание определяли при температуре 20 °С. Интенсивность дыхания относили к сырой массе, которая была у проб до обезвоживания, к сырой массе — после подсушивания и к сухой массе. При этом учитывали снижение дыхания контрольных образцов во времени, которое к концу 4—7-часовых определений составляло в среднем 15—20 % по сравнению с начальной величиной.

Дыхание листьев, рассчитанное на единицу сырой массы после обезвоживания, изменялось слабо при потере более 15 % воды от ее исходного содержания (рис. 32). Потеря опытными пробами 15 % содержащейся в них воды приводила к водному дефициту, равному 25 %. При дальнейшем подсушивании дыхание повышалось более резко и у листьев с водным дефицитом около 45—50 % достигало максимальной величины — 140—160 % от контроля. Более глубокое подсушивание начинало снижать дыхание. Таким образом, на кривой 1 можно условно выделить 3 зоны: зону, в которой еще нет значительных изменений дыхания; зону, в которой дыхание быстро возрастает и по интенсивности превышает контрольную пробу; и, наконец, зону, в которой дыхание начинает снижаться. Характер изменения дыхания при обезвоживании листьев был одинаковым в обе исследуемые фазы развития растений.

Чтобы выявить, в какой мере кривая 1 отражает истинную динамику дыхания при увеличении водного дефицита, мы проанализировали данные, полученные в расчете интенсивности поглощения O_2 на единицу сухой массы (кривая 2). Дыхание оставалось почти постоянным, но несколько (на 10—15 %) сниженным по сравнению с контролем во всем диапазоне изменения содержания воды в листьях. Только при сильном иссушивании проб данное понижение становилось более заметным. Это дает основание полагать, что подъем дыхания на кривой 1 носит расчетный характер. Но даже в этом случае началу резкого подъема дыхания соответствовал водный дефицит в листьях, равный 30—35 %.

По многолетним данным, полученным А. Швецовым (1978), водный дефицит листьев клевера Печорского в полуденные часы обычно составляет 20 % и только в отдельные дни поднимается до 25—30 %. В утренние и вечерние часы он значительно ниже. Поэтому в условиях центральной зоны Республики Коми, где проводились исследования, влияние водного фактора на дыхание клевера почти не проявляется, тогда как для фотосинтеза — процесса более чувствительного к водному дефициту, — В. М. Швецовым (1987) показана полуденная депрессия в периоды с низкой атмосферной влажностью воздуха и повышенной температурой. Ранее R. P. Urchurch с соавт. (1955) было показано, что у растений *Trifolium repens* L. при водном дефиците, близком к точке завядания, скорость фотосинтеза снижалась вдвое, тогда как дыхательная активность с появлением признаков завядания возрастала незначительно.

Х. Молдау (1984) методом математического моделирования и прямыми определениями установил, что влияние водного дефицита на продукционный процесс растений (карликовая фасоль, конские бобы) выражалось в увеличении фонда ассимилятов (неструктурных сахаров) и повышении дыхания, усилении роста корней. Автор интерпретировал это как результат мобилизации энергии на обеспечение процессов адаптации, включающих перестройку метаболизма и перераспределение метаболитов между органами.

По модели К. J. McCree (1986), суточные затраты углерода на дыхание растений сорго, подвергнутых водному стрессу, были меньше, а нетто-накопление С больше, чем у контрольных растений. При возобновлении полива дыхание возрастало.

На первый взгляд, противоречивые результаты этих авторов можно объяснить следующим образом. В опытах с интенсивно растущими, молодыми растениями фасоли и бобов на резкое наступление водного стресса реагировали прежде всего корни, которые являются первичными сенсорами водного стресса. Усиление их роста и, следовательно, дыхания можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на увеличение поглощения воды.

Более устойчивые к водному дефициту растения сорго при продолжительном водном стрессе снижали рост листовой поверхности и темпы прироста биомассы, что и приводило к сокращению затрат дыхательного субстрата. Как растения с С₄-типом фотосинтеза, они сохраняли способность к ассимиляции СО₂ и накапливали в значительных количествах вещества, способствующие повышению осмотического потенциала. С началом полива потребность в накоплении осмотиков сократилась. Ассимиляты стали использоваться на рост, возобновление которого приводило к усилению дыхания.

Итак, реакция дыхания на водный дефицит зависит от степени толерантности растения: у неустойчивых возможна фаза активации дыхания, указывающая, по всей видимости, на сдвиги в метаболизме, у устойчивых дыхание либо активизируется незначительно, либо постепенно падает. Важное значение имеют глубина и продолжительность обезвоживания.

4.3. Засоление

В настоящее время засоление становится проблемой мирового масштаба (Nageteuer, 1997). В природе засолению подвергаются морские побережья и обширные территории в аридных зонах, где осадков выпадает меньше, чем испаряется воды. В условиях глобального изменения климата их площадь может увеличиваться. Вторичное засоление — результат деятельности человека (полив без достаточного дренажа, использование удобрений, очистка автомобильных трасс от снега при помощи соли и др.).

Реакция растений на засоление в сильной степени зависит от их устойчивости к соли. Устойчивость имеет комплексную природу, включает в себя механизмы толерантности и избегания. Толерантность выражается в способности выдерживать токсические и осмотические эффекты ионов соли в цитоплазме.

Многие растения способны ограничивать поступление ионов соли или выделять их обратно в среду. Некоторые двудольные и даже однодольные развивают суккулентные органы и ткани, избегая высокой концентрации солей за счет повышенного поглощения

воды. Чтобы противостоять низкому водному потенциалу засоленного субстрата, некоторые растения используют поглощенные соли для осмотической адаптации. В клетках ионы соли компартиментируются в вакуоли, а осмотический баланс между вакуолью и цитозолем поддерживается за счет накопления совместимых с цитоплазмой органических соединений (сахароза, сорбит, маннит, пролин, бетаин и др.). Пролин и бетаин способствуют стабилизации ферментов.

Многие авторы (Nieman, 1962; Schwarz, Gale, 1981; Bloom, Epstein, 1984) отмечали, что растения реагируют усилением дыхания на перенос в среду с повышенной концентрацией ионов солей (обычно NaCl). В отношении корней в литературе даже утвердился термин «солевое дыхание». При изучении концентрационной зависимости часто (обычно у культурных растений) наблюдали двухфазное изменение дыхания: при умеренном засолении дыхательная активность повышалась, при сильном — снижалась (по отношению к контролю). Следует, однако, отметить, что реакция дыхания зависела не только от уровня засоления, но и от солеустойчивости вида. Так, по данным M. G. T. Shone и J. Gale (1983), скорость дыхания молодых растений *Medicago sativa* L. достигала максимума при увеличении концентрации NaCl до -0.3 МПа (в эквивалентах осмотического давления) и снижалась при больших концентрациях соли. Концентрация NaCl, эквивалентная -0.3 МПа, не влияла на скорость роста растений. У более устойчивых к засолению растений сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) дыхательная способность листьев слабо реагировала на концентрации NaCl, при которых рост и фотосинтез подавлялись (Papp et al., 1983).

По данным Н. М. Rawson (1986), дыхание листьев молодых растений ячменя и пшеницы в ночные часы было ниже у опытных растений, которые выдерживали на питательном растворе с содержанием NaCl, равным 75 и 150 моль/м³. Концентрация хлорида в листьях ячменя и пшеницы составляла 170 и 120 ммоль/г сырой массы соответственно при 75 моль NaCl/м³ в питательном растворе. На питательном растворе с содержанием 150 моль NaCl/м³ у пшеницы в фазе 5 листьев отмирали все листья. Концентрация NaCl в листьях ячменя достигала 420 ммоль/г. При кратковременном изменении содержания соли в питательном растворе реакция дыхания отмечалась уже через 1 ч.

В полевых условиях солевой стресс нередко сопровождается водным стрессом. S. G. Richardson и K. J. McCree (1985) в опытах с *Sorghum bicolor* L. установили, что при хорошем поливе соль подавляла суточное нетто-накопление С в расчете на растение. Скорость роста, транспирация (потеря воды за день) и нетто-накопление С в расчете на единицу площади листа также подавлялись. Дыхательные затраты снижались, но не полностью компенсаторно уменьшению нетто-накопления С. При совместном действии соли и водного стресса суммарные дыхательные затраты возрастали. Это было расценено как дополнительная цена за приспособление рас-

тений к засолению (McCree, 1986). Об увеличении относительной доли дыхания от фотосинтеза свидетельствуют также данные Н. М. Rawson (1986): при сильном засолении (150 моль NaCl/м³) доля ночного дыхания четвертого листа ячменя составила 14 % от дневной ассимиляции, тогда как у контрольных растений (0 моль NaCl/м³) и при более низком засолении (75 моль NaCl/м³) была вдвое ниже.

Н. Lambers (1985) проанализировал результаты опытов с растениями *Plantago coronopus* (Blacquiere, Lambers, 1981; Lambers et al., 1981) и пришел к заключению, что повышение скорости дыхания корней при переносе растений на солевой раствор обусловлено скорее прямым действием ионов соли на цитоплазму, чем потребностью в экстраэнергии для контроля поступления ионов в клетки.

Рассматривая дыхательную цену произрастания растений в условиях засоления, О. А. Семихатова с соавт. (1993) пришли к выводу, что солеустойчивость — свойство целостного организма. Повышенное дыхание галогликофитов, которые растут на слабозасоленном субстрате, по сравнению с гипергликофитами, адаптированными к произрастанию при высоком содержании солей, свидетельствует о том, что галогликофиты испытывают стресс, в «борьбе» с которым неизбежно увеличение дыхательных затрат.

Повышением дыхательной цены жизни в условиях засоления, однако, нельзя объяснить полностью все снижение роста (Cheeseman, 1988). Важной реакцией растений на засоление является изменение распределения углерода: увеличение фондов неструктурных углеводов, участвующих в поддержании тургора. Эти фонды недоступны для роста и дыхания. У адаптированных к произрастанию на засоленных почвах галофитов эту функцию выполняют соли.

4.4. Дыхание растений в условиях повышенного содержания CO₂

В последнее столетие концентрация CO₂ в атмосфере возросла от 270 до 350 см³/м³, или до 0.035 %. Ожидается, что уже в следующем столетии в результате усиления антропогенной деятельности (сжигание угля, нефти, газа и др.) она повысится до 700 см³/м³ (King et al., 1992). Наиболее важные последствия увеличения содержания CO₂ в атмосфере — климатические (примерно 50 % глобального потепления связано с повышением концентрации CO₂ в атмосфере) и прямые эффекты на биологические системы (запасание органического C) (Vitousek, 1994). Следует заметить, что значительные изменения концентрации CO₂ имели место и в прошлом. Так, за последние 160 тыс. лет содержание CO₂ в атмосфере колебалось от 190 до 300 см³/м³. После последнего ледникового периода концентрация CO₂ стабилизировалась при 280 см³/м³ и сохранялась на этом уровне до XIX в., когда в результате индустриализации началось резкое ее повышение (Post et al., 1990).

Наблюдаемая в настоящее время средняя величина концентрации CO_2 , равная $356 \text{ см}^3/\text{м}^3$, представляет собой динамическую CO_2 -компенсационную точку для атмосферы (Bowes, 1993). По имеющимся в литературе оценочным данным (Post et al., 1990), наземная растительность связывает при фотосинтезе 120 Гт С/год . Еще 115 Гт С/год растворяется в водах Мирового океана. В сумме это примерно покрывает такие источники CO_2 , как дыхание, разложение органики, пожары и выделение из карбонатно-бикарбонатной системы океана. В результате антропогенной деятельности в атмосферу выделяется всего $5\text{—}8 \text{ Гт С/год}$, но это может повлиять дестабилизирующе на CO_2 -компенсационную точку атмосферы, если зеленый покров планеты не сможет утилизировать (связать) дополнительный CO_2 . Поэтому в последние 10 лет значительно возрос интерес к проблеме функционирования растений в условиях повышенной концентрации CO_2 в атмосфере.

В литературе подробно освещаются вопросы, связанные с влиянием повышения CO_2 на фотосинтетическую активность растений (CO_2 -нетто-газообмен, свойства рибулезобифосфаткарбоксилазы, распределение ассимилятов, рост листовой поверхности и др.). Рассматриваются эффекты повышенной концентрации CO_2 при изменении других параметров окружающей среды (свет, температура, водный режим, засоление, снабжение элементами минерального питания, особенно N и P).

Сложилось мнение, что повышение CO_2 (по крайней мере удвоение) приведет к увеличению карбоксилирующей активности РБФ-карбоксилазы у большинства C_3 -видов за счет уменьшения ингибиторного действия O_2 и снижения потерь на фотодыхание (см.: Drake et al., 1997). Предполагается, что положительный эффект CO_2 на фотосинтез будет сильнее выражен у быстрорастущих видов и видов с недетерминированным типом роста при достаточном снабжении растений другими ресурсами, особенно азотом и водой. Ожидается также, что усиление фотосинтеза будет способствовать накоплению в растениях неструктурного С (ассимилятов) и снижению соотношения N/C. Такие эффекты были получены в кратковременных (дни, недели) опытах с разными растениями. В опытах, где растения находились в условиях удвоенной концентрации CO_2 в течение всего жизненного цикла, увеличение продуктивности часто было ниже ожидаемого, так как первоначально повышенная скорость нетто-фотосинтеза листьев опытных растений снижалась в онтогенезе быстрее, чем у контрольных, произрастающих при концентрации CO_2 , равной $320\text{—}350 \text{ см}^3/\text{м}^3$ (Millar et al., 1997). Положительный эффект повышенной концентрации CO_2 на продуктивность был выражен сильнее, если растения выращивали на высоком уровне азотного питания (Пухальская, 1997).

В целом теория и эксперименты показывают, что с подъемом CO_2 в атмосфере фотосинтез будет стимулироваться у растений, произрастающих как при полном освещении, так и в затененных местообитаниях (например, под пологом леса), и этот эффект будет

усиливаться с повышением температуры (Drake et al., 1997). Согласно теории оптимизации, на фоне повышения фотосинтеза может быть снижение содержания РБФ-карбоксилазы в листьях, особенно при высокой температуре. Акклимация к повышенной концентрации CO_2 снижает содержание РБФ-карбоксилазы в ответ на увеличение уровня растворимых углеводов (Bowes, 1991). Поскольку эффекты CO_2 на РБФ-карбоксилазу зависят от температуры, можно ожидать, что изменения скорости фотосинтеза и сдвиг соотношения С/Н будут выражены сильнее у тропических и субтропических видов, адаптированных к более узкому диапазону температур (Hogan et al., 1991).

Об эффектах CO_2 на дыхание, в ходе которого окисляется свыше 50 % ассимилированного растением углерода, данные очень скудные. Только в последние 5—7 лет при рассмотрении цикла С в условиях глобального изменения климата этому процессу стали уделять больше внимания (Bazzaz, 1990). В одном из первых обзоров, посвященных данному вопросу, J. S. Amthor (1991) теоретически рассмотрел тенденции дыхания растений в будущем, обогащенном CO_2 мире. Исходя из известных механизмов регуляции дыхания на клеточном и организменном уровнях (см. подробнее гл. 2) J. S. Amthor предположил, что тенденции дыхания будут определяться изменениями следующих факторов: уровнем накопления неструктурных углеводов, скоростью роста и накопления структурной биомассы, составом биомассы, прямым (химическим) взаимодействием дыхательных ферментов и других клеточных компонентов с CO_2 , скоростью темновой фиксации CO_2 , а также скоростью биосинтеза этилена. Множество точек воздействия сильно осложняет прогнозирование изменения дыхательной активности растений под влиянием повышения содержания CO_2 в атмосфере (Farrar, Williams, 1991; Bunce, 1994).

Исходя из того, что скорость дыхания сильно коррелирует со скоростью роста, можно было бы ожидать, что активация фотосинтеза и увеличение скорости накопления биомассы при повышении CO_2 в атмосфере приведут к усилению дыхания. Хотя в отдельных случаях наблюдали усиление дыхания, общая реакция состояла в снижении (в среднем на 20—25 %) скорости дыхания растений в атмосфере с удвоенной концентрацией CO_2 (Reuveni, Gale, 1985; Bunce, 1990; Bunce, Caulfield, 1991; Wullshleger et al., 1992; Ziska, Bunce, 1993; Wullshleger et al., 1992). Более того, при повышении содержания CO_2 дыхание растений слабее реагировало на температуру (Ziska, Bunce, 1993, 1994; Bunce, Ziska, 1996).

Суммируя данные о влиянии удвоенной концентрации CO_2 на дыхание, В. Г. Drake с соавт. (1997) выделили два типа эффектов: прямые и непрямые. Прямые обусловлены ингибированием двух ключевых ферментов электрон-транспортной цепи митохондрий: *цитохромоксидазы с* и *сукцинатдегидрогеназы*. Прямые эффекты проявляются очень быстро (минуты) после перенесения растений или отдельных органов в атмосферу с повышенной концентрацией

CO₂. Имеются сведения, что такую же реакцию показывают и почвенные бактерии (Koizumi et al., 1991). О чувствительности *цитохромоксидазы* с и *сукцинатдегидрогеназы* к CO₂ свидетельствуют результаты опытов с изолированными митохондриями и ферментами in vitro (Gonzalez-Meler et al., 1997). Другой механизм видимого снижения дыхания — стимуляция темновой фиксации CO₂ (Amthor, 1991), — по-видимому, не оказывает существенного влияния, так как дыхательный коэффициент оставался неизменным (Reuveni et al., 1993). Акклимация темнового дыхания, выражающаяся в снижении скорости выделения CO₂, при длительном выращивании растений в условиях повышенной концентрации CO₂ связана, по всей видимости, с изменением состава биомассы (уменьшение соотношения N/C) вследствие запасаания углеводов. У одних растений этот непрямой эффект проявляется сильнее, у других — слабее.

Имеются большие проблемы при экстраполяции данных, полученных на клеточном и органном уровнях, на системы более высокого порядка (фитоценозы, растительные сообщества и др.) (Bazzaz, 1990). Не исключено, что C₃-виды, у которых в условиях повышения содержания CO₂ в атмосфере улучшится баланс C, получат преимущества в росте и смогут конкурировать с C₄-видами в прериях и саваннах (Vitousek, 1994). В результате может сдвинуться граница между степями и лесами.

Заключение. Реакции дыхания растений на условия внешней среды исследуются давно и интенсивно. В последнее время наибольшее внимание уделялось факторам, которые в той или иной мере отражают ожидаемые глобальные изменения климата: потепление, увеличение степени аридности, повышение концентрации CO₂ в атмосфере. Наиболее полно в этом отношении изучено влияние температуры. Определены показатели температурной зависимости дыхания растений разных ботанико-географических зон. Разработана методология оценки адаптационной способности растений на основании исследований реакции их дыхания на температуру. При изучении реакции растений на водный дефицит (как, впрочем, и на другие факторы) следует учитывать степень толерантности растений, глубину и продолжительность обезвоживания организма. Для неустойчивых видов возможна фаза активации дыхания, указывающая на сдвиги в метаболизме растений. У устойчивых к засушливым условиям видов дыхание активируется незначительно либо постепенно падает. В условиях водного стресса растения, как правило, слабее реагируют на повышение температуры.

Для окончательного суждения об эффектах повышения содержания CO₂ в атмосфере на дыхание растений данных пока еще недостаточно. Различают прямые и опосредованные эффекты, которые в большинстве описанных в литературе случаев приводили к снижению дыхания на 20—30 % при воздействии на растения удвоенной (по сравнению с естественной) концентрации CO₂.

5. Функциональные составляющие дыхания растений и их органов

В общем виде понятие «функциональные составляющие» связывают с использованием клеткой или организмом энергии и интермедиатов дыхания для осуществления различных процессов (механической и осмотической работы, новообразования и обновления структур и др.).

Представления физиологов о функциональных составляющих дыхания растений во многом формировались под влиянием идей микробиологов об общих принципах роста микроорганизмов. Микробиологи (см.: Pirt, 1965, 1975) рассматривают субстрат как источник углеродных цепочек, включаемых в структурную биомассу, и энергии, необходимой для биосинтезов и процессов поддержания функциональной активности живых клеток. При этом внимание микробиологов к дыханию в основном было сосредоточено на оценке эффективности использования субстрата микробными культурами.

Первые попытки применить подходы микробиологов к растениям относятся, по всей видимости, к началу 20-х годов (Terroïne et al., 1924). Неудивительно, что F. Terroïne, опубликовавший незадолго до этого работу, выполненную на *Aspergillus niger* (Terroïne, Wurmster, 1922), предпочел в качестве модельного объекта прорастающие семена. По своей сути начальные этапы роста зародыша за счет использования запасов субстрата, заключенных в эндосперме, сходны с ростом бактериальных клеток на питательной среде.

Понятия и терминология микробиологов были использованы Н. Barnell (1937) в исследованиях с этиолированными проростками ячменя и О. Kandler (1953) для анализа роста *in vitro* культуры эмбриональных клеток растений. Теоретические представления о необходимости энергии для поддержания молекулярной организации клеточных структур и упорядоченности протоплазмы развивал Д. А. Сабинин (1940). Определив рост как процесс новообразования клеточных структур, Д. А. Сабинин, по существу, связал дыхание с синтезом *de novo*, не выделяя при этом, направлены ли эти синтезы на увеличение структурной биомассы или на возмещение деградировавших структур. Несколько позже И. М. Толмачев (1955) и В. Джеймс (1956), рассматривая пути использования ассимилятов в растении, выделили дыхательные затраты, необходимые для обеспечения энергией синтеза биомассы (роста), и затраты на содержание. Уже в начале 60-х годов представления о функциональных составляющих дыхания нашли отражение в моделях продукционного процесса растений (Monsi, 1960). Более подробно исторические аспекты данной проблемы рассмотрены О. А. Семихатовой (1982, 1988a).

5.1. Теоретические основы и методы разделения дыхания высших растений на функциональные составляющие

Основываясь на количественном соотношении выхода АТФ, CO_2 при дыхательном окислении глюкозы и использовании энергетических эквивалентов для биосинтеза основных компонентов биомассы из углеводов и минеральных элементов, F. W. T. Penning de Vries с сотр. (Penning de Vries, 1972, 1975a, 1975b; Penning de Vries et al., 1974, 1983) дали представление о дыхательной цене всех основных компонентов биомассы. Предполагая, что синтезы осуществляются с максимальной эффективностью использования субстрата и энергии, F. W. T. Penning de Vries рассчитал выход основных соединений биомассы из единицы субстрата (глюкозы) и назвал этот показатель продукционной величиной (production value, *PV*) (табл. 14).

Используя значения *PV*, можно оценить количество субстрата, необходимого для синтеза биомассы известного состава. В среднем из единицы субстрата может синтезироваться примерно 0.75—0.85 единиц вегетативной массы.

При синтезе 1 г биомассы должно выделяться 450—530 мг CO_2 . Эта величина, получившая название коэффициента дыхания роста, не зависит от температуры, когда температура и скорость роста не влияют на биохимические пути синтеза и состав биомассы. Другими словами, если скорость и дыхание роста одинаково зависят от температуры, то коэффициент дыхания роста от температуры не зависит.

Н. Lambers с сотр. (Lambers, Rychter, 1989; Lambers, Poorter, 1992), основываясь на принципах расчета, предложенных F. W. T. Penning de Vries с соавт. (1974), представили данные о цене образования продуктов первичного и вторичного биосинтезов из

ТАБЛИЦА 14
Значения *PV* для основных соединений биомассы
(по: Penning de Vries, 1972)

Соединение	Продукционная величина	
	г продукта/г глюкозы	г С продукта/г С глюкозы
Углеводы	0.83	0.92
Липиды	0.33	0.63
Лигнин	0.46	0.80
Органические кислоты	1.10	
Органические азотсодержащие соединения:		
источник азота NH_4	0.40	0.54
NO_3	0.62	0.82

ТАБЛИЦА 15

Концентрация углерода в компонентах растительной биомассы и потребность в субстрате для их биосинтеза, ммоль/г (по: Lambers, Poorter, 1992)

Соединение	C	Глюкоза	O ₂	CO ₂	ДК
Липиды	53.8	16.8	11.0	36.5	3.3
Белок	36.8	13.8	13.5	37.9	2.8
Углеводы:					
гемицеллюлоза	32.0	7.1	3.6	3.6	1.0
целлюлоза	30.8	6.5	2.1	2.1	1.0
крахмал	30.8	6.5	2.1	2.1	1.0
сахароза	29.3	6.1	1.5	1.5	1.0
Органические кислоты:					
лимонная	26.1	4.3	5.2	0.0	<1
яблочная	24.8	3.7	0.0	-7.5	<1
Терпеноиды:					
лимонен	61.3	18.8	29.6	59.2	2.0
Фенолы:					
лигнин	46.3	11.8	5.9	13.1	2.2
эллагитанин	32.8	8.6	12.1	22.7	1.9

глюкозы. Данные показывают, что больше глюкозы необходимо для синтеза соединений с высокой концентрацией углерода (табл. 15). Глюкоза используется как источник C-скелетов и в качестве дыхательного субстрата для генерации АТФ и НАД(Ф)Н. Важно отметить, что величина дыхательного коэффициента (ДК) сильно зависит от типа синтезируемых соединений. Поэтому выделение CO₂ существенно превышает поглощение O₂ при синтезе высоковосстановленных соединений.

Иной подход для теоретической оценки эффективности роста был предложен D. K. McDermitt и R. S. Loomis (1981). Этот метод не требует знания биохимических путей или состава синтезируемой биомассы, а только ее элементной формулы — C_CH_HO_XN_NS_S. Рассчитывается количество атомов углерода и электронов для синтеза биомассы определенного элементного состава, затем количество глюкозы, необходимое для получения C-скелетов и электронов (glucose value, *GV*, г продукта/г глюкозы). *GV* может быть использована для оценки продукционной величины (*PV*) после умножения ее на *E_G*-фактор, который показывает долю электронов субстрата, законсервированных в продукте. Фактически *E_G* отражает энергетическую эффективность роста.

Другие авторы (Vertregt, Penning de Vries, 1987; Williams et al., 1987) развили подход D. K. McDermitt и R. S. Loomis. В своей работе N. Vertregt и F. W. T. Penning de Vries (1987) использовали регрессионную связь между *GV* и содержанием углерода в органической части биомассы. K. Williams с соавт. (1987) рассчитали

регрессию между теплотой сгорания органической части биомассы и величиной, обратной GV.

J. Merino (1987) использовал для оценки стоимости формирования листьев растений средиземноморского региона следующее уравнение:

$$T = [(0.06967\Delta H_C - 0.064)/e] (1 - A) + 2.6795N, \quad (1)$$

где T — цена роста тканей, г глюкозы/г сухой массы; ΔH_C — теплота сгорания органического вещества тканей, кДж; A — содержание золы, г/г сухой массы; N — содержание восстановленного (органического) азота, г/г сухой массы; e — эффективность роста, равная 0.88.

По существу, приведенная формула является синтезом подходов, предложенных в работах D. K. McDermitt, R. S. Loomis (1981), K. Williams с соавт. (1987). Расчеты показали, что средняя величина, характеризующая цену формирования (роста) листьев около 50 видов растений из 8 родов, составила 1.56 г глюкозы/г сухой биомассы, варьируя от 1.23 у листьев *Ficus carica* до 1.91 г глюкозы/г сухой массы — у *Erica scoparia*. Эта величина включает в себя кроме глюкозы, необходимой для формирования C-скелетов, также глюкозу, потраченную на дыхание.

Е. F. Walton с соавт. (1990) применили описанные выше оценки потребности в субстрате для формирования плодов *Actinidia deliciosa*. Все методы дали сходную динамику и среднюю за сезон величину затрат глюкозы на синтез единицы биомассы (1.21 г глюкозы/г продукта, или 2.24 г глюкозы/плод · сезон). Дрейф величины этого показателя в течение вегетационного периода соответствовал изменению состава синтезируемой биомассы: наименьшие значения были получены в период 30—60 дней после цветения, когда отмечалось накопление органических кислот (Walton, Jong de, 1990). Что же касается оценки коэффициента дыхания роста, то она варьировала в зависимости от метода. Наибольшие величины (0.187—0.216 г CO_2 /г биомассы) получены при использовании методов, описанных в работах F. W. T. Penning de Vries с соавт. (1974) и D. K. McDermitt, R. S. Loomis (1981), наименьшие — 0.095—0.130 г CO_2 /г биомассы — дали подходы, предложенные в работе N. Vertregt и F. W. T. Penning de Vries (1987). По-видимому, различия в результатах обусловлены теми предположениями и допущениями, которые лежат в основе каждого из методов. Это необходимо иметь в виду, используя предлагаемые разными авторами способы расчета дыхания роста и/или сопоставляя результаты, полученные разными способами.

Если рассматривать поддержание как «рост взамен деградации», то цена процессов поддержания может быть получена теоретически. При расчетах необходимо учитывать скорость обмена клеточных структур и стоимость их образования из продуктов неполной деградации. Однако достоверных данных о длительности жизни

разных структур и градиентах ионов на мембранах в литературе очень мало. F. W. T. Penning de Vries (1975a) за среднюю скорость образования различных белков в нормальных условиях (умеренная температура, освещенность) принял величину, равную 100 мг белка/г белка · сут, и получил, что для ресинтеза 1 г белка требуется 0.24—0.43 мг глюкозы или 7—13 мг глюкозы/г биомассы · сут. При скорости оборота мембран, равной 1 сут⁻¹, стоимость их поддержания составила 1.5 мг глюкозы/г биомассы · сут.

Наряду с обменом белка существенный вклад в стоимость процессов поддержания дает поддержание градиента ионов на мембранах. Исходя из оценок активного тока ионов через плазмалемму и тонопласт было рассчитано, что энергетические потребности поддержания градиента ионов составляют 6—10 мг глюкозы/г биомассы · сут. В итоге минимальная стоимость процессов поддержания единицы биомассы с умеренным количеством азота при умеренной температуре составила 0.015—0.025 г/г · сут (табл. 16). Теоретическая оценка остается до сих пор довольно приближенной, так как количественные аспекты процессов поддержания разработаны слабо.

К. J. McGree (1970) в опытах с клевером белым получил данные, позволившие описать дыхание в виде двух составляющих, одна из которых была пропорциональна фотосинтезу, вторая — биомассе растения:

$$R = kP + cW, \tag{2}$$

где *k* и *c* — константы, равные 0.25 и 0.015 соответственно.

Из уравнения следует, что в сутки растения клевера использовали на дыхание количество субстрата, равное сумме 25 % от ассимилятов, накопленных при фотосинтезе, плюс 1.5 % от сухой массы.

J. H. M. Thornley (1970) доказал, что уравнение (2) аналогично используемому микробиологами (Pirt, 1975) для описания роста бактерий на экзогенном субстрате, и представил новое уравнение:

$$R = a\Delta W + mW, \tag{3}$$

где ΔW — прирост биомассы, г/сут; *W* — сухая биомасса растения, г; *a* и *m* — коэффициенты дыхания роста и поддержания соответственно.

ТАБЛИЦА 16

Теоретическая оценка стоимости процессов поддержания
(по: Penning de Vries, 1975)

Процесс	Стоимость процесса поддержания, мг глюкозы/г биомассы
Обмен белков	7—13
Токи ионов	6—10
Поддержание мембран	2
Всего	15—25

В отличие от коэффициента k , который выражает долю затрат на дыхание роста от фотосинтеза (P), коэффициент a характеризует затраты субстрата (глюкозы) на дыхание при синтезе единицы новой биомассы. Величины k и a связаны между собой следующим образом

$$a = \frac{k}{1 - k} \quad (4)$$

или

$$k = \frac{a}{1 + a}. \quad (5)$$

Коэффициент дыхания на поддержание m в уравнении (3) показывает затраты субстрата (глюкозы), необходимые для обеспечения процессов поддержания единицы биомассы в единицу времени. Коэффициент c в уравнении (2) показывает долю сухой биомассы, затрачиваемой на дыхание поддержания в единицу времени. Коэффициент m по смыслу идентичен коэффициенту c , но их численные значения отличаются. Величины m и c связаны между собой следующим образом:

$$m = \frac{c}{1 - k} \quad (6)$$

или

$$c = m(1 - k), \quad (7)$$

где k — коэффициент дыхания роста в уравнении (2).

Основываясь на представлениях об эффективности роста и поддержания, J. H. M. Thornley (1970, 1976, 1977, 1982) теоретически проанализировал суточный баланс углерода в растениях.

В ранней модели (рис. 33, а) ассимилированный в процессе фотосинтеза углерод частично используется на дыхание поддержания уже существующей биомассы (m — коэффициент дыхания поддержания). Оставшаяся часть ассимилированного углерода ($\Delta S - mW$) превращается в структурную биомассу (ΔW) с эффективностью (Y_g). Синтез биомассы сопровождается затратами на дыхание синтеза (R_g):

$$\Delta W = Y_g(\Delta S - mW), \quad (8)$$

$$R_g = (1 - Y_g)(\Delta S - mW). \quad (9)$$

Эта модель имела ряд ограничений. В частности, она предполагала стационарный режим образования и использования ассимилятов и не включала фондов субстрата. Дыхание в модели пропорционально биомассе, но не вся биомасса требует поддержания.

В более поздней модели (рис. 33, б) биомасса была представлена в виде трех фракций: деградирующей структурной (W_d), недеградирующей структурной (W_n) и запасной (W_s). Запасная биомасса образуется при фотосинтезе и за счет продуктов распада дегради-

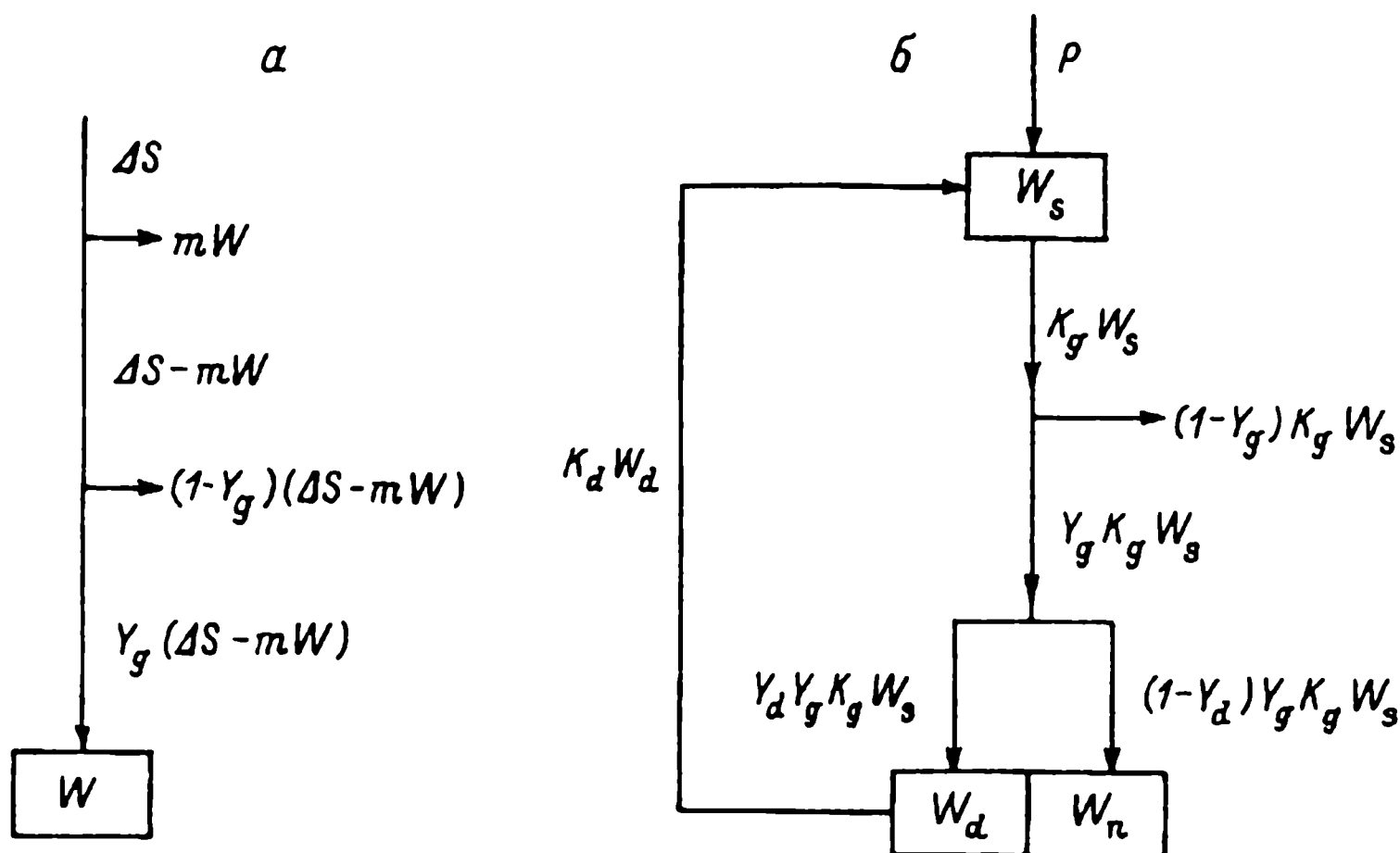


Рис. 33. Две модели углеродного баланса растений (по: Thornley, 1970, 1976, 1977). Объяснения в тексте.

Fig. 33. Two models of plant carbon balance (after Thornley, 1970, 1976, 1977).

рующей части биомассы. Она используется в растении для построения структурного вещества (W_d и W_s) с определенной скоростью (K_g — константа скорости роста). Из каждой единицы запасного вещества (W_s) образуется Y_g единиц структурной биомассы, при этом $(1 - Y_g)$ единиц потребляется на дыхание. Часть образовавшейся биомассы (Y_d) поступает в W_d , остальное количество $(1 - Y_d)$ — во фракцию W_n .

Из данной модели следует, что дыхание прямо зависит только от скорости синтеза биомассы. Чтобы выделить дыхание поддержания, необходимо соблюдение условий, в которых прирост был бы равен количеству деградированной биомассы. В этом случае затраты на дыхание, связанные с ресинтезом биомассы, представлены фактически дыханием поддержания (mW):

$$mW = (1 - Y_g) (K_d W_d / Y_g). \quad (10)$$

Ценность выражения (10) в том, что оно позволяет интерпретировать потребности поддержания: m связано с количеством деградирующей биомассы и скоростью деградации.

А. Barnes и С. С. Holl (1978) применили данную модель к результатам работы G. J. A. Ryle с соавт. (1976) с молодыми растениями кукурузы и ячменя и получили значения параметров модели (табл. 17). Как показывают данные, константа скорости синтеза структурной биомассы в среднем в 5 раз выше константы скорости деградации. Эффективность роста (Y_g) имеет величину, близкую к рассчитанной F. W. T. Penning de Vries (1972).

ТАБЛИЦА 17

Величины константы скорости роста (K_g)
и деградации (K_d), эффективности роста (Y_g)
и деградации (Y_d) растений кукурузы и ячменя
(по: Barnes, Hole, 1978)

Параметры	Кукуруза	Ячмень
$K_g, \text{сут}^{-1}$	1.98	1.89
$K_d, \text{сут}^{-1}$	0.30	0.41
Y_g	0.65	0.64
Y_d	0.56	0.71

Если в растении поддерживается один и тот же уровень деградирующего вещества, то скорости распада и синтеза равны и K_d может быть определено через дыхание поддержания:

$$f_d \quad K_d = (1 - f_s) \frac{Y_g}{1 - Y_g} m, \quad (11)$$

где f_s и f_d — соответственно доли W_s и W_d в биомассе.

Определение констант типа K_d полезно по крайней мере в двух отношениях. С одной стороны, они помогают интерпретировать дыхание растений в биохимических понятиях, а с другой — позволяют получить представление о биохимических событиях путем изучения дыхания (Головко, 1985б).

В табл. 18 приведены значения константы скорости деградации структурной биомассы, полученные нами и другими авторами на основе изучения дыхания. В целом эти величины сопоставимы со сведениями о скорости обновления структурной биомассы, кото-

ТАБЛИЦА 18

Величина константы скорости деградации биомассы (K_d)

Культура	$K_d, \text{сут}^{-1}$	Литературный источник
Хлопчатник:		
коробочки	0.15	Thornley, 1982
Кукуруза	0.30	Barnes, Hole, 1978
Ячмень	0.40	Тот же
Клевер белый:		
высокая освещенность	0.83	McCree, 1982
низкая освещенность	0.30	
Картофель:		
листья	0.30	Головко, 1984
стебли	0.70	
корни	1.50	
клубни	0.80	

рые использовал F. W. T. Penning de Vries (1975a) для теоретической оценки потребностей процессов поддержания. Однако в ряде случаев (например, для корней картофеля) они заметно выше. По-видимому, справедливо мнение о том, что теоретическая величина коэффициента дыхания поддержания приближительна, а объем этого понятия недостаточно четко очерчен.

С физиологических позиций представляется вероятным, что высокие значения K_d являются следствием того, что дыхание поддержания наряду с ресинтезом белковых и других обновляющихся структур отражает другие процессы, требующие затрат энергии. Для стеблей это могут быть транспортная и распределительная функции, для корней — специфическая функция, связанная с поглощением минеральных элементов, для хозяйственно ценных органов — формирование запасающего фонда.

Из теоретического анализа вытекают следующие основные положения:

- интенсивному росту соответствует интенсивное дыхание. Скорость дыхания должна снижаться с уменьшением скорости роста;

- затраты на поддержание обусловлены количеством деградирующей структурной биомассы и скоростью деградации. С увеличением деградирующей структурной массы в общем дыхании растений возрастает доля дыхания, связанная с процессами поддержания;

- поскольку часть субстрата используется для обеспечения процессов поддержания уже существующих структур, то общая эффективность роста (Y) ниже эффективности превращения субстрата в структурную биомассу (Y_g);

- эффективность роста должна зависеть от соотношения между различными фракциями биомассы.

Для проверки этих положений было необходимо разработать экспериментальные подходы к изучению функциональных составляющих дыхания.

5.2. Экспериментальное изучение функциональных составляющих дыхания

Основная трудность при экспериментальном изучении компонентов дыхания состоит в том, что невозможно прямо измерить дыхание поддержания в растущих тканях, органах и целых растениях. Для разделения дыхания на функциональные составляющие было предложено несколько способов. Элементы описания и разбора их можно найти в ряде работ (Семихатова и др., 1979; Куперман и др., 1981; Ruget, 1981; Irving, Silsbury, 1987). Анализ отдельных, наиболее часто используемых методов дан в сводке J. S. Amthor (1989) и работе L. D. Hansen с соавт. (1998b). Однако до сих пор отсутствует полный критический обзор эксперименталь-

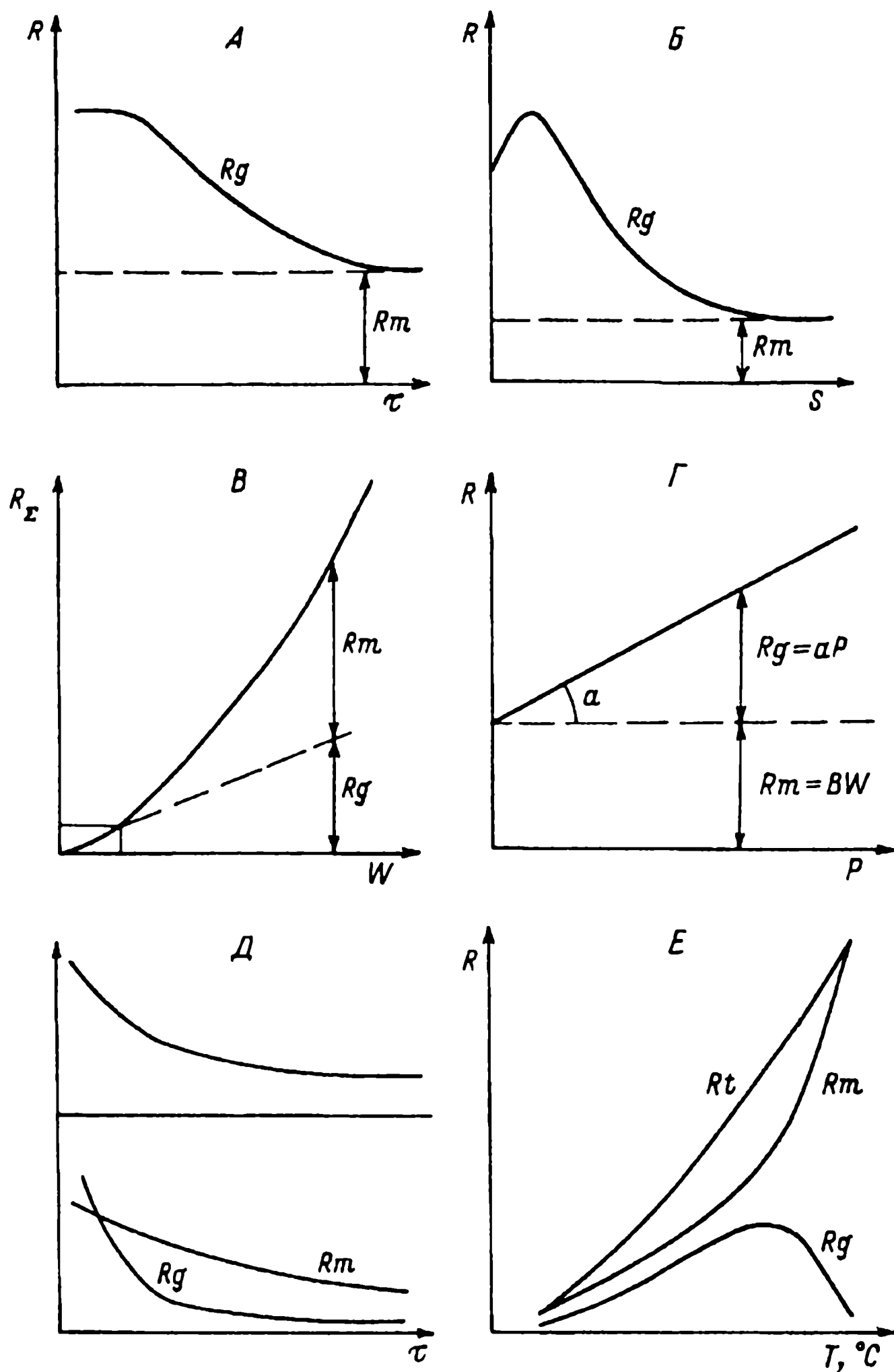


Рис. 34. Схемы, отражающие принципы разделения дыхания на составляющие разными методами: А — темновой, или голодания, Б — зрелых тканей, В — молодых тканей, Г — экстраполяционный, Д — с использованием $^{14}\text{CO}_2$, Е — температурный.

R — дыхание, R_g — дыхание роста, R_m — дыхание поддержания, P — фотосинтез, S — площадь листа, W — масса, τ — время (сут).

Fig. 34. Schemes demonstrating the principles of respiration division into its components by different methods: Dark or starvation method (A), mature tissue method (Б), young tissues method (В), extrapolation method (Г), $^{14}\text{CO}_2$ use method (Д), temperature method (Е).

R — respiration, R_g — growth respiration, R_m — maintenance respiration, P — photosynthesis, S — leaf area, W — mass, τ — time (days).

ных методов разделения дыхания. Необходимость такого обзора очевидна, так как во многих работах проводится сопоставление данных экспериментального изучения дыхания с теоретическими расчетами.

Наиболее простой из экспериментальных методов заключается в том, что растения помещают в темноту на продолжительное время и измеряют снижение скорости дыхания (рис. 34, А). Обычно после 40 и более часов, когда исчерпывается фонд доступных ассимилятов и подавляются синтезы *de novo*, дыхание стабилизируется. Этот уровень принимается за дыхание поддержания. Основным недостатком темнового метода, или, как его еще называют, метода голодания, состоит в том, что при длительном выдерживании растений в темноте метаболизации могут подвергаться структурные соединения. Н. Challa (1976) показал, что в зимних растениях огурца после нормального фотопериода в качестве дыхательного субстрата начинали использоваться белки. Некоторые авторы отмечали изменения скорости фотосинтеза, транспорта ассимилятов и сдвиги в других физиологических процессах у голодающих растений (Breeze, Elston, 1978; Куперман и др., 1981; Robson, Parsons, 1981; Moser et al., 1982). Кроме того, время, в течение которого выдерживаемые в темноте растения снижали скорость дыхания, зависело от фонда ассимилятов, размера и возраста растений. Поэтому применению метода в конкретных экспериментах должны предшествовать специальные исследования для определения оптимальной длительности выдерживания растений в темноте.

Близким к методу голодания является метод зрелых тканей (рис. 34, Б). Он удобен при работе с отдельными органами (обычно листьями). Суть метода заключается в том, что все дыхание зрелых, нерастущих тканей принимается за дыхание поддержания. Д. Р. Вильсон (Wilson, 1975, 1982; Wilson, Jones, 1982) использовал метод зрелых тканей при работе с райграсом многолетним и выделил селекционные линии с низкой интенсивностью дыхания завершивших рост листьев. Эти формы отличались более высокой продуктивностью. При оценке дыхания поддержания по скорости выделения CO_2 в зрелых листьях необходимо, на наш взгляд, учитывать следующий факт. Дыхание зрелых листьев при выдерживании растений в темноте снижается, хотя и значительно слабее, чем растущих (Robson, Parsons, 1981; Головкин, 1982; Irving, Silsbury, 1988). Надо полагать, что часть дыхания зрелых листьев связана с иными, чем процессы поддержания, функциями. Следовательно, можно ожидать, что величины дыхания поддержания, полученные с использованием метода зрелых тканей, будут завышены.

Нами (Головкин, 1978а) при работе с многолетними травянистыми растениями (клевер красный) для оценки составляющих дыхания был применен способ, который по аналогии с методом зрелых тканей можно назвать методом молодых тканей (рис. 34, В). В самом начале вегетации все дыхание отрастающей надземной массы

клевера красного относили к дыханию роста, полагая, что в ранневесенний период при пониженной температуре скорость дыхания поддержания невелика. Если проинтегрировать дыхание за период, в течение которого синтеризуется 1 г сухой биомассы, получим величину коэффициента дыхания роста. Приняв ее неизменной для фазы вегетативного роста, по разнице между общим дыханием и дыханием роста находили величину дыхания на поддержание. При использовании этого способа следует иметь в виду, что в дыхании очень молодых растений присутствует не только компонента поддержания, но, вероятно, и составляющая, связанная с реутилизацией запасных соединений из подземной части у многолетних видов и из семени — у однолетних. Поэтому величины коэффициента дыхания роста получаются несколько завышенными.

И. А. Куперман (1976, 1984) предложил использовать кривые температурной зависимости дыхания для разделения на функциональные составляющие (рис. 34, Е). Суть метода состоит в том, что растущие и завершившие рост ткани различаются по величине температурного коэффициента: величина Q_{5-25} была выше у растущих, а Q_{25-40} — у закончивших рост листьев пшеницы. По мнению автора, это доказывает присутствие в дыхании растущих тканей составляющей, более чувствительной, как и ростовые процессы, к низким и высоким температурам.

По нашему мнению, проблемы, возникающие при использовании температурного теста, состоят в следующем. Скорость дыхания при повышенных температурах сильно зависит от длительности экспозиции (Семихатова, Денько, 1960; Головкин, 1978б). Следует также учитывать, что у отдельных видов растений при повышенных температурах возможно участие в окислительных процессах полифенолоксидаз и других оксидаз. Диапазон температуры, в котором возможны ростовые процессы, неодинаков у разных видов и даже сортов. О. А. Семихатова с соавт. (1979) показали, что дыхание поддержания растений арктической и умеренной зон сходно, если сравнивать их при средней для вегетационного периода в этих местообитаниях температуре. Позже другими авторами было высказано мнение, что дыхание поддержания более или менее сходно у всех видов при оптимальной для их роста температуре, даже если эта температура будет различной для разных видов (Murtagh et al., 1987; Назаров и др., 1988). Представляется важным учитывать эти факторы в каждом конкретном случае применения температурного способа для разделения дыхания на составляющие, особенно в сравнительных исследованиях.

Оригинальный способ разделения дыхания на составляющие был использован G. J. A. Ryle с соавт. (1976). Авторы изучали кинетику убыли метки у молодых растений ячменя и кукурузы после 30—60 мин экспозиции в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$ и представили ее в виде суммы двух экспоненциальных кривых (рис. 34, Д). Интенсивное выделение $^{14}\text{CO}_2$ из растений с полупериодом 4—8 ч связывали с биосинтезом новых тканей в меристемах. Значительно

более медленное выделение $^{14}\text{CO}_2$ (продолжительностью 26—120 ч) связывали с поддержанием метаболической активности. Потери ^{14}C в течение первой «биосинтетической» фазы составляли около 30 % от исходного количества ассимилированного ^{14}C и происходили в основном из растворимых углеводов. Потери ^{14}C во время второй, медленной, фазы варьировали от 25 до 37 % и происходили из структурной биомассы.

Вопрос о возможности использования кинетики выделения $^{14}\text{CO}_2$ для оценки дыханий роста и поддержания остается открытым. По мнению J. F. Farrar (1980), двухфазная динамика снижения скорости выделения $^{14}\text{CO}_2$ связана скорее с компартментацией соединений, куда включался ^{14}C , чем с различными составляющими дыхания. К такому же заключению пришли и мы, основываясь на результатах опытов с *Lolium multiflorum* (Головко, Табаленкова, 1994). Кроме того, метод с применением ^{14}C предполагает длительное выдерживание растений в темноте (свыше 48 ч), что необходимо для оценки медленной фазы. Если после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ растения остаются в условиях нормального фотопериода, то приходится учитывать реассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$ на свету, которая, по некоторым данным (Gordon et al., 1977; Вознесенский, 1989), может достигать 40—60 % от выделенной. Все это сильно ограничивает использование кинетики ^{14}C для экспериментального изучения функциональных составляющих дыхания.

Многие авторы, включая K. J. McCree (1970), при работе с растениями, выращиваемыми в климатической камере, позволяющей менять режим освещения, изучали взаимосвязь дыхания с фотосинтезом. Экстраполируя взаимосвязь к нулевой скорости фотосинтеза, находили величину отрезка, отсекаемого на оси ординат (рис. 34, Г). Дыхание при нулевой скорости фотосинтеза рассматривалось как дыхание поддержания. По наклону линии регрессии рассчитывали коэффициент дыхания роста.

J. H. M. Thornley и J. D. Hesketh (1972) описали линейной регрессией зависимость скорости дыхания от относительной скорости роста коробочек хлопчатника, используя естественные изменения обоих показателей во времени. Для оценки коэффициентов дыхания кривую экстраполировали к нулевой скорости роста и рассчитали, что коэффициент дыхания роста (a) составил 0.37 г/г, коэффициент дыхания поддержания (m) равнялся 0.001 г/г · сут. D. O. Chanter (1977) проанализировал математическое соответствие линейной взаимосвязи данным и показал, что из-за варьирования скорости роста от пробы к пробе коэффициенты определены с большой ошибкой, особенно коэффициент m . D. O. Chanter предложил два альтернативных способа, повышающих точность оценки и возможность выбора функции для описания ростовой кривой, что не позволяет сделать оригинальный метод J. H. M. Thornley и J. D. Hesketh (1972).

Разновидностями экстраполяционного метода являются динамический метод и метод нулевой скорости роста (см.: Irving, Silsbury,

1987). В динамическом методе дыхание поддержания представлено выделением CO_2 при условии, что нетто-поглощение CO_2 в дневные часы близко к нулю. В методе нулевой скорости роста дыхание поддержания наблюдается, когда суточный баланс углерода равен нулю.

Использование этих методов основано на сильном варьировании фотосинтеза, что вызывает нарушение согласования между образованием и потреблением ассимилятов в процессах роста и дыхания (Мурей, 1976; Мурей, Рахманкулова, 1990). В результате изменения пулов резервных углеводов меняется состав биомассы и соответственно эффективность роста, что сказывается на дыхании. Это необходимо иметь в виду при работе с растениями в полевых условиях, где внешние факторы сильно влияют на количество субстрата в запасных пулах. J. H. M. Thornley (1982) предложил повысить точность оценки компонентов дыхания, отдельно учитывая структурную и запасную биомассы. При работе в полевых условиях на точность оценки влияют также потери биомассы в результате отмирания и опада части листьев и других органов растений.

Большой интерес представляют результаты тех немногих специальных исследований, в которых различные методы были применены на одном объекте. И. А. Куперман с соавт. (1981) провели сравнение температурного, экстраполяционного и темнового методов на этиолированных проростках и молодых растениях пшеницы. Они заключили, что в случае, когда синтезы *de novo* связаны с увеличением биомассы и коэффициент дыхания поддержания стабилен во времени, эти методы дают сравнимые результаты. При определенных условиях, когда интенсивность синтезов *de novo* ниже скорости накопления биомассы (например, при длительном затемнении), результаты расходятся. Авторы связывают это с появлением новой компоненты дыхания, обусловленной перераспределением структурной биомассы.

D. E. Irving и J. H. Silsbury (1987) сопоставили темновой метод, динамический метод и метод нулевой скорости роста на целых растениях бобовых. Величина коэффициента дыхания поддержания варьировала в зависимости от метода у бобов в пределах 1.6—2.1, фасоли — 1.8—2.1 и люцерны — 2.7—2.9 %. Минимальные величины, близкие к теоретическим, давал темновой метод, который отличался также стабильностью результатов. Экспозиция растений в течение 60 ч в темноте не приводила к потере белка, что свидетельствует о поддержании *status quo*.

Итак, в настоящее время существует ряд способов экспериментального разделения дыхания на функциональные составляющие. В основе большинства методов лежит измерение скорости роста или фотосинтеза и дыхания. Темновой метод, или метод голодания, позволяет оценить минимальную величину дыхания на поддержание и не исключает того, что окислению могут подвергаться белки и другие субстраты. Экстраполяционный метод и его разновидности

не требуют продолжительного выдерживания растений в темноте. Но его применение сопряжено с резким варьированием запасного фонда углеводов. Использование регрессионного анализа (метод экстраполяции к нулевой скорости роста или фотосинтеза) не требует продолжительного выдерживания растений в темноте, но предполагает наличие линейной зависимости между скоростями роста и дыхания, а следовательно, постоянства коэффициентов дыхания роста и дыхания поддержания с возрастом растений или при изменении условий произрастания (варьирование освещенности и т. д.). Это противоречит представлению о том, что скорость дыхания поддержания варьирует со скоростью роста (McCree, 1982). Свои возможности и ограничения имеет каждый из рассмотренных выше методов. Это следует учитывать при выборе способа разделения дыхания в соответствии с целями исследования. Проблема заключается в том, что трудно отделить процессы, необходимые только для роста или поддержания, и практически невозможно точно обозначить границы множества необходимых для жизнедеятельности растений функций, с которыми дыхание взаимосвязано.

5.3. Дыхание роста и поддержания. Связь с эффективностью роста

В настоящее время в литературе можно найти данные о функциональных составляющих дыхания большого числа видов растений. Многие авторы вместо коэффициента дыхания роста (a) приводят показатель эффективности роста (Y_g), который указывает долю углерода субстрата, включенного в биомассу растений в виде С-скелетов, и связан с коэффициентом a следующим выражением:

$$Y_g = 1 / (1 + a).$$

В табл. 19 нами собраны сведения об эффективности роста и дыхании поддержания большой группы культурных растений. Анализ данных показывает, что эффективность роста растений варьирует в пределах $0.65—0.85 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$. Подавляющая часть результатов приходится на интервал $0.70—0.75 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$. Это соответствует потреблению на дыхание, связанное с синтезом 1 г биомассы, $0.33—0.43 \text{ г}$ глюкозы и выделению $480—630 \text{ мг CO}_2$. Основная часть данных, полученных на разных культурах, находится в близком соответствии с величиной коэффициента дыхания роста, рассчитанной теоретически для вегетативной массы кукурузы (Penning de Vries, 1972).

Теоретически величина дыхания роста, а следовательно, и эффективность роста, должны зависеть от состава синтезируемой биомассы. Чем выше содержание белка и липидов в биомассе и чем больше глюкозы используется для восстановления нитратов, тем больше потери углерода на дыхание и ниже эффективность роста.

ТАБЛИЦА 19

Эффективность роста (Y_g) и коэффициент дыхания поддержания (m) культурных растений

Культура	Y_g , г·г ⁻¹	m , г·г ⁻¹ · сут ⁻¹	Литературный источник
<i>Hordeum vulgare</i>	0.66	0.018	Biscoe et al., 1975
	0.68	0.010	Mogensen, 1977
	0.65	0.030—0.010	Ryle et al., 1976
	0.77	0.048—0.020	Kallis, Kull, 1977
<i>Triticum aestivum</i>	—	0.040	Penning de Vries et al., 1979
	0.80	0.016	Ниловская, Смирнов, 1983
	0.83	0.080—0.004	Голик, 1990
<i>Sorghum bicolor</i>	0.76	0.008	McCree, 1974
	0.70	0.060—0.030	Wilson et al., 1980
	0.67	0.026—0.020	McCree, 1983
	0.75	0.024—0.006	Stahl, McCree, 1988
<i>Zea mayz</i>	0.75	0.022	Penning de Vries, 1972
	—	0.036	Penning de Vries et al., 1979
	0.70	0.020	Yamaguchi, 1978
<i>Helianthus annuus</i>	0.75	0.022	Szaniawski, Kielkiewicz, 1982
	0.65	0.010	Hirota, Takeda, 1978
<i>Vicia faba</i>	0.64	0.011	Тот же
	0.70	0.014	Irving, Silsbury, 1987
	0.71	0.026	Тот же
<i>Phaseolus vulgaris</i>	0.75	0.014	Moldau, Karolin, 1977
<i>Cicer arietinum</i>	0.68	0.019	Irving, Silsbury, 1987
	0.66	0.025	Тот же
<i>Trifolium repens</i>	0.75	0.020	McCree, 1970
	0.74	0.036	McCree, Kresovich, 1978
	0.67	0.039—0.023	McCree, 1982
<i>Trifolium subterraneum</i>	0.67	0.023	McCree, Amthor, 1982
	0.73	0.032	McCree, Silsbury, 1978
	0.78	0.042	Hansen, 1978
<i>Lolium multiflorum</i>	0.66	0.034	Hansen, 1979
	0.88	0.034	Mogensen, 1977
	0.80	0.014	Robson, 1973
	0.70	0.022—0.004	Jones et al., 1978
<i>Lolium perenne</i>	—	0.024	Penning de Vries et al., 1979
	—	0.012	Murtagh et al., 1987
	—	0.012	Murtagh et al., 1987
<i>Pennisetum clandestinum</i>	—	0.012	Murtagh et al., 1987
<i>Lycopersicon esculentum</i>	0.80	0.088	Мурей, 1976

Дополнительные потери углерода при синтезе биомассы с высоким содержанием белка и липидов обусловлены удалением большого количества электронов, т. е. более высокой восстановленностью вновь синтезируемой биомассы.

Расчеты, приведенные в работе Н. R. Lafitte и R. S. Loomis (1988), показали, что при синтезе биомассы сорго с содержанием азота, равным $5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, эффективность роста выше, чем при синтезе биомассы с содержанием азота $20 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$, на 10 %. Потери углерода на дыхание при образовании низкобелковой биомассы были ниже на 12—20 %. Такие же результаты получены при моделировании углеродного баланса сорго (McCree, 1988; Stahl, McCree, 1988). Чтобы объяснить повышение эффективности роста целого растения сорго после цветения, в модель вводили данные о составляющих дыхания отдельных органов. Модель удовлетворительно описывала рост растений сорго, если принимали, что Y_g стеблей и метелки на 18 % выше, чем листьев.

Экспериментальные данные о величине коэффициента дыхания поддержания (m) варьируют в более широких пределах, чем величина эффективности роста (см. табл. 19). Максимальные значения m ($0.05\text{—}0.08 \text{ сут}^{-1}$) приведены для молодых растений пшеницы (Голик, 1990), сорго (Wilson et al., 1980), ячменя (Kallis, Kull, 1977) и томатов (Мурей, 1976). Минимальные значения (0.010 сут^{-1}) измерены у растений риса и бобов (Hirota, Takeda, 1978), ячменя (Mogensen, 1977). В целом же основная часть экспериментальных данных находится в пределах $0.020\text{—}0.040 \text{ сут}^{-1}$, что выше минимальных затрат на поддержание, рассчитанных теоретически (Penning de Vries, 1975a).

Теоретически свыше 60 % дыхания поддержания обусловлено обновлением белков-ферментов и других деградирующих структур (липиды, нуклеиновые кислоты и т. п.) (см. табл. 16). Часть дыхания связана с поддержанием ионных градиентов на мембранах, транспортом через мембраны метаболитов и ионов. Многие авторы (Семихатова и др., 1979; Молдау и др., 1980; Куперман и др., 1981) выделяют составляющую, связанную с адаптацией к изменяющимся условиям среды. В литературе обсуждается вопрос о том, насколько велика цена адаптации (Wilson et al., 1980; Молдау, 1984; Richardson, McCree, 1985; McCree, 1986; Семихатова, 1990).

В таблице 20 собраны данные, позволяющие составить представление о том, как меняется доля дыхания поддержания в общем дыхании при разных условиях выращивания. Она возрастает при ухудшении обеспеченности растений водой, увеличении температуры, загущении посева. Особенно выражено влияние температуры: в условиях высокой температуры у теплолюбивой кукурузы величина R_m / R ниже, чем у райграса и пшеницы (Penning de Vries et al., 1979). При пониженной температуре наблюдалась обратная зависимость. Следует отметить, что разные органы растений могут показывать разную реакцию. У огурца, например, доля дыхания поддержания в корнях возросла сильнее, чем в побегах (Szaniawski, 1985).

ТАБЛИЦА 20

Доля дыхания поддержания (R_m) в общем дыхании растений

Культура	R_m/R , %	Условия выращивания	Литературный источник
Сорго	43	При поливе	Wilson et al., 1980
	54	Без полива	
Пшеница	29	15 °C	Penning de Vries et al., 1979
	58	40 °C	
Райграс	29	15 °C	Тот же
	59	40° C	
Кукуруза	35	15 °C	
	48	40 °C	
Огурцы:			
побеги	20	12 °C	Szaniawski, 1985
корни	85	26 °C	
побеги	50	26 °C	Тот же
корни	41	12 °C	
Райграс	73	350 растений/м ²	Головко и др., 1992
	82	1100 растений/м ²	

Стрессовые условия оказывают многосторонние эффекты и чаще всего приводят к снижению скорости роста. К. J. McCree (1986) проанализировал составляющие углеродного баланса сорго в условиях засухи и солевого стресса. Водный стресс приводил к снижению ассимиляции целого растения вследствие уменьшения площади листьев и скорости фотосинтеза в расчете на единицу листовой поверхности. Дыхание снижалось почти пропорционально фотосинтезу. В условиях кратковременного засоления пропорциональность изменения фотосинтеза и дыхания была менее выражена, что, вероятно, связано с затратами на создание запасных фондов продуктов фотосинтеза и с использованием части ассимилятов для синтеза соединений, играющих роль осмотических протекторов. В условиях хронического засоления возможны дополнительные траты, связанные с выведением или компартментацией соли (Munns, Termaat, 1986; Семихатова и др., 1993).

Теоретически дыхание поддержания зависит от скорости роста. Экспериментально это было хорошо показано в опытах с клевером белым (McCree, 1982). У интенсивно растущих растений коэффициент поддержания был в 1.7 раза выше по сравнению с растениями, у которых прирост едва замещал опад. Поэтому наблюдаемое многими авторами снижение в онтогенезе растений скорости дыхания поддержания связано не только с уменьшением содержания доли деградирующей биомассы, но отражает также падение относительной скорости роста. Вместе с тем учет дыхания поддержания в моделях (Hunt, Loomis, 1979; Sheehy et al., 1980) показал, что рост

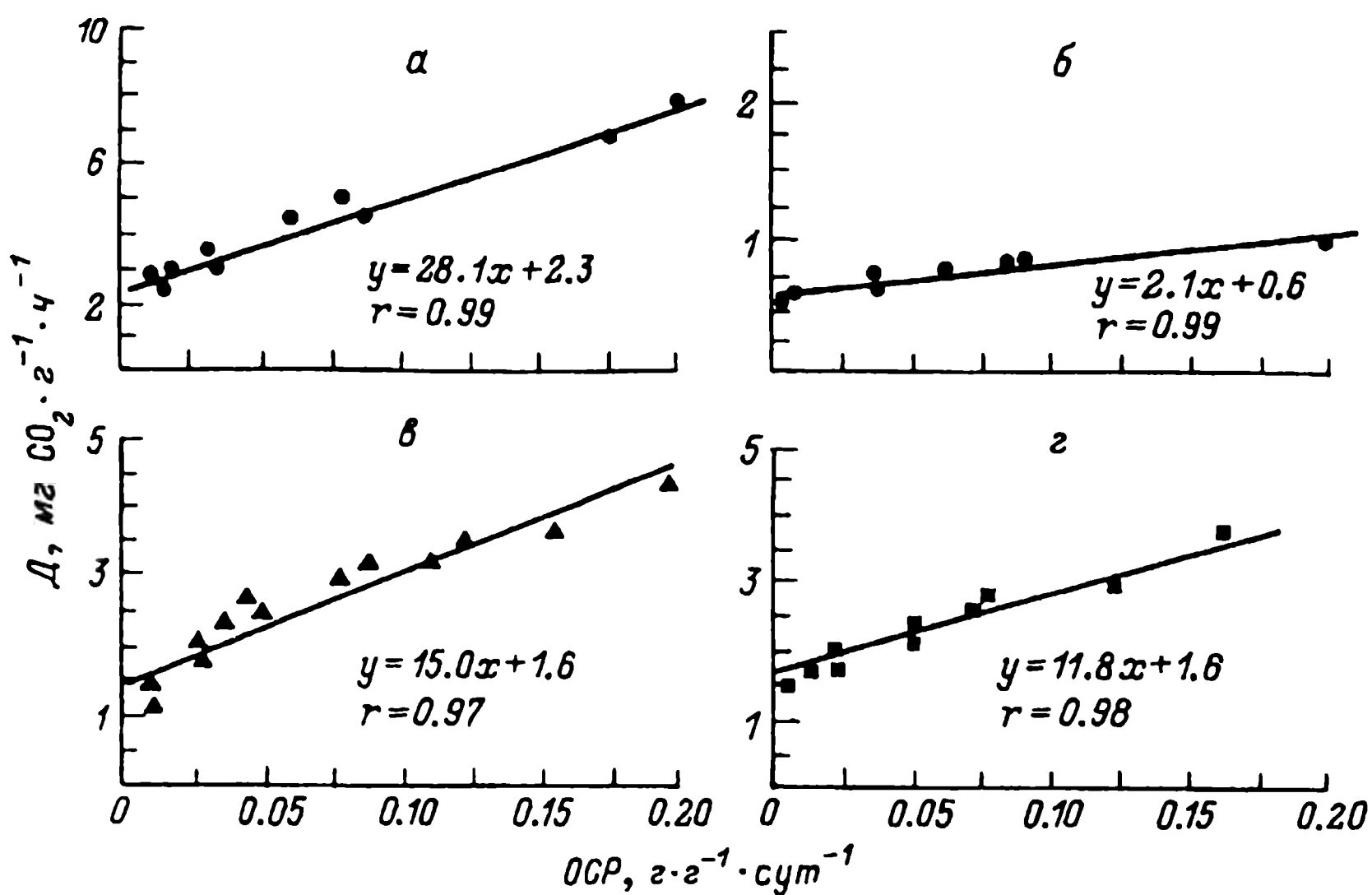


Рис. 35. Дыхание органов *Solanum tuberosum* сорта Приекульский ранний как функция относительной скорости роста.

а — листья, б — клубни, в — стебли, г — корни.

Fig. 35. Specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20°C) of *Solanum tuberosum* organs as a function of the relative growth rate (d^{-1}).

Leaves (a), tubers (б), stems (в), roots (г).

растений чувствителен даже к сравнительно небольшим (5—25 %) изменениям затрат углерода на процессы поддержания. Для посева растений массой $10\,000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ снижение скорости дыхания поддержания на $10 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ означает экономию дыхательного субстрата, равную $100 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Экспериментально было показано, что линии райграса с более низкой скоростью дыхания зрелых листьев накапливали больше биомассы (Wilson, 1982; Wilson, Jones, 1982).

Имеющиеся в литературе экспериментальные данные о величинах коэффициентов эффективности роста и дыхания поддержания органов растений немногочисленны. Особенно фрагментарны сведения о репродуктивных органах. Эффективность роста побегов и листьев варьировала от 0.65 (Hesketh et al., 1971) до 0.91 (Mariko, 1988), корней — от 0.46 (Hansen, Jensen, 1977) до 0.88 (Mariko, 1988), плодов — от 0.72 (Hesketh et al., 1971) до 0.95 (Hole, Barnes, 1980). Сравнивая приведенные величины, нужно иметь в виду, что они получены разными методами, на разных видах растений, произрастающих в разных условиях.

Мы проанализировали онтогенетический ход дыхания органов растений в связи с изменением скорости роста и выявили, что взаимосвязь хорошо аппроксимируется линейной функцией (рис. 35 и

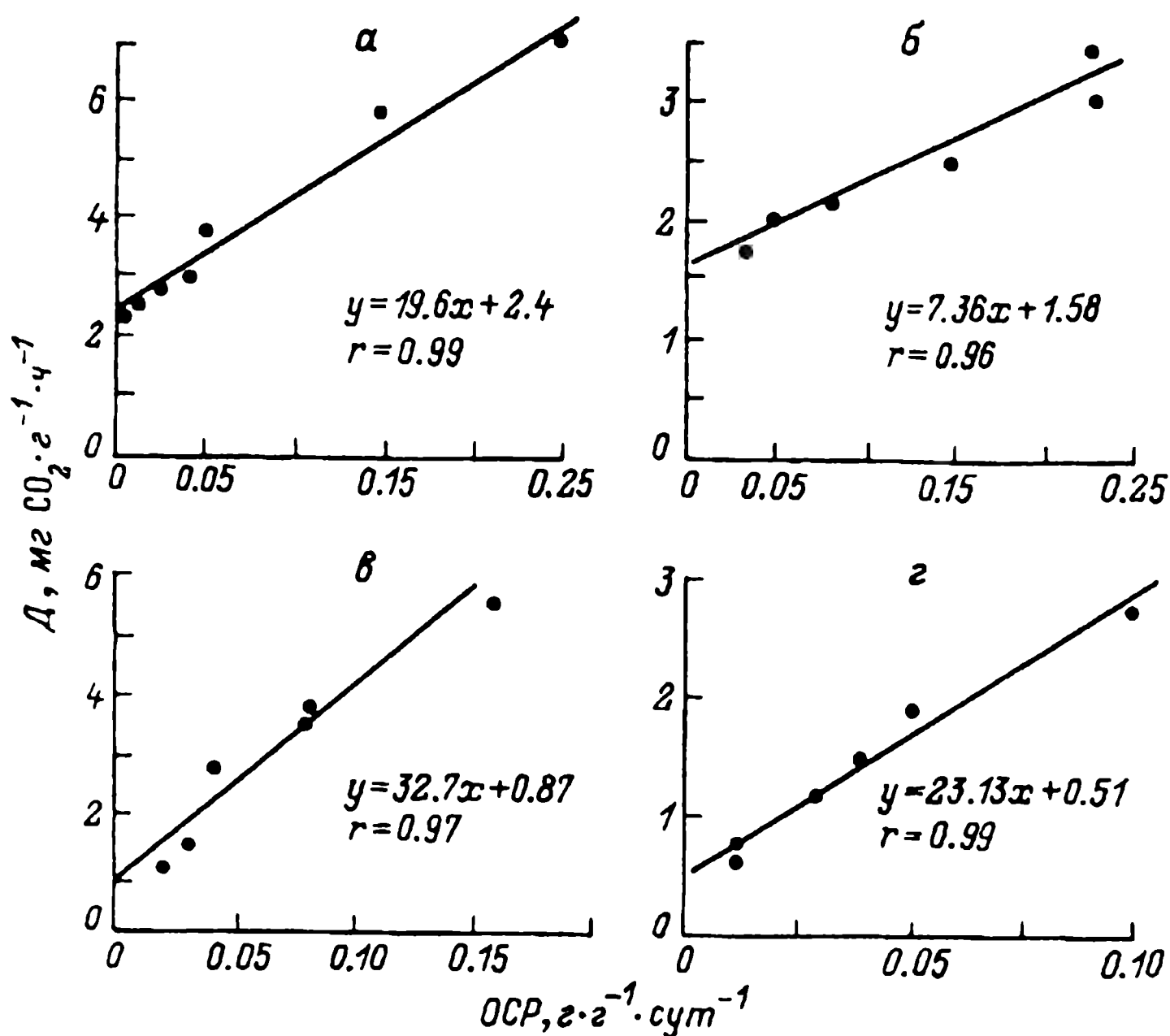


Рис. 36. Дыхание органов *Avena sativa* сорта Надежный как функция от носительной скорости роста.

a — листья, *б* — метелки, *в* — стебли с влагалищами листьев, *г* — корни.

Fig. 36. Specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20°C) of *Avena sativa* organs as a function of the relative growth rate (d^{-1}).

Leaves (*a*), inflorescences (*б*), stems with leaf sheathing (*в*), roots (*г*).

36). Это позволяет оценить количественно составляющие дыхания. Коэффициент наклона регрессии дает величину коэффициента дыхания роста. Свободный член регрессии дает величину отрезка, отсекаемого на оси ординат, и имеет физиологический смысл дыхания поддержания. Чтобы перейти от количества выделенного при дыхании CO_2 к эквивалентному количеству потраченного дыхательного субстрата, использовали коэффициент перевода, равный 0.68 (Вознесенский и др., 1965).

В табл. 21 приведены данные, характеризующие среднюю за вегетационный период величину коэффициентов дыхания. Органы растений заметно отличались по дыхательным затратам на рост и поддержание. У картофеля наиболее высокие величины были свойственны листьям, низкие — запасующим органам (клубням). У овса стебли имели высокий коэффициент дыхания роста и низкий — дыхания поддержания. Следует отметить, что у овса в пробу «стебли» входили влагалища листьев и скрытая в трубке метелка. Стебли овса также отличались от стеблей картофеля по составу биомассы

ТАБЛИЦА 21

**Коэффициенты дыхания органов растений картофеля и овса
(регрессионный метод)**

Орган	Коэффициент дыхания	
	на рост; а, г·г ⁻¹	на поддержание; m, г·г ⁻¹ сут ⁻¹
Картофель		
Листья	0.460	0.040
Стебли	0.250	0.030
Корни + подземная часть стеблей	0.190	0.030
Клубни	0.040	0.010
Овес		
Листья	0.320	0.040
Стебли + влагалища листьев	0.530	0.015
Корни	0.380	0.010
Метелки	0.120	0.026

(табл. 22). С началом генеративного развития в них резко снижалось содержание азота и возрастало соотношение С/Ν. По крайней мере три фактора причастны к наблюдаемым изменениям: накопление в стеблях углеводов, перераспределение азота из стеблей в метелки и само появление метелки из трубки. После выметывания метелка уже не входила в пробу «стебли». Это и обусловило более выраженные по сравнению с другими культурами онтогенетические изменения дыхания стеблей овса (см. рис. 11), что проявилось в увеличении наклона линии регрессии скорости роста на дыхание.

Для детализации особенностей изменения коэффициентов дыхания при переходе растений от вегетативного роста к репродуктивному развитию, когда у некоторых культур может сильно меняться состав биомассы, использовали темновой метод деления дыхания на составляющие. Растения выдерживали в темноте в

ТАБЛИЦА 22

**Содержание углерода и азота в сухой биомассе стеблей овса (1)
и картофеля (2), %**

Фаза	С		N		C/N	
	1	2	1	2	1	2
Вегетативный рост	35	38	2.5	2.6	15.2	10.3
Начало генеративного развития	37	38	0.9	1.9	41.1	20.0
Созревание	38	39	0.5	1.6	76.0	24.4

ТАБЛИЦА 23

Коэффициенты дыхания органов растений овса и бобов (темновой метод)

Орган	Дыхание, мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$		Коэффициент дыхания	
	контроль	после темноты	на рост; $a, g \cdot g^{-1}$	на поддержание; $m, g \cdot g^{-1} \cdot сут^{-1}$
Овес (фаза 5—6 листьев)				
Листья	1.90	0.94	0.320	0.030
Стебли	2.62	1.77	0.270	0.057
Корни	0.84	0.53	0.330	0.017
Овес (цветение)				
Листья	1.35	0.91	0.350	0.030
Стебли	0.89	0.60	0.230	0.020
Корни	0.24	0.22	—	0.006
Метелка	1.47	0.76	0.150	0.025
Бобы (фаза 5—6 листьев)				
Листья	3.00	1.18	0.340	0.040
Стебли	1.90	0.78	0.220	0.025
Корни	1.72	1.07	0.490	0.034
Бобы (цветение)				
Листья	2.30	1.15	0.330	0.037
Стебли	1.50	0.90	0.190	0.030
Корни	1.55	1.15	0.320	0.037
Цветки	4.00	2.20	0.410	0.070

течение 3—4 сут. За дыхание поддержания принимали скорость поглощения O_2 в органах после 48—72 ч темноты. Дыхание роста рассчитывали по разнице между дыханием контрольных (на естественном фотопериоде) и опытных (после выдерживания в темноте) растений.

В табл. 23 приведены величины коэффициентов дыхания органов овса и бобов, полученные при помощи темнового метода в разные фазы развития растений. Чтобы перейти от количества поглощенного при дыхании O_2 к потраченному субстрату, использовали коэффициент перевода, равный 1.33 (Вознесенский и др., 1965).

Регрессионный и темновой методы дали сравнимые результаты для листьев, корней и метелок овса. Коэффициент дыхания роста стеблей, полученный темновым методом, был вдвое ниже и сопоставим с теоретической величиной. В фазу 5—6 листьев темновой метод дал высокий коэффициент дыхания поддержания стеблей. По-видимому, скрытая в трубке метелка сохраняла интенсивное дыхание за счет перераспределения и реутилизации ассимилятов. В

ТАБЛИЦА 24

Коэффициенты дыхания органов клевера красного (метод «зрелых» тканей)

Орган	Дыхание, мл $O_2 \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$		Коэффициент дыхания	
	Стеблевание	Плодоношение	на рост; $a, g \cdot g^{-1}$	на поддержание; $m, g \cdot g^{-1} \cdot сут^{-1}$
Листья	3.6	2.2	0.38	0.036
Стебли	1.8	1.2	0.25	0.020
Корни	2.8	1.2	—	0.032
Головки	—	5.3—3.7	0.39	0.060

фазу цветения величина коэффициента поддержания стеблей овса составляла 0.020 сут^{-1} .

Согласно данным, полученным при помощи темнового метода, с переходом к репродуктивному развитию компонента дыхания роста корней практически элиминировалась, а дыхание поддержания снижалось. Известно, что после перехода злаков к репродукции наблюдается снижение функциональной активности корней: сокращается их рост и снижается скорость поглощения элементов минерального питания (Якушев и др., 1987; Климашевский, 1991).

Низкая по сравнению с другими органами величина коэффициента дыхания роста метелки обусловлена, вероятно, тем, что для биосинтеза структурных компонентов использовались преимущественно готовые аминокислоты, реутилизированные из вегетативных органов.

У бобов высокими коэффициентами дыхания отличались листья и корни. В сухой биомассе этих органов накапливалось до 25—30 % органических азотсодержащих веществ. Корни имели клубеньки. Известно, что азотфиксирующая деятельность клубеньковых бактерий сопряжена с дополнительными затратами дыхательного субстрата (Herridge, Pate, 1977).

Как и у других растений, листья клевера характеризовались более высокими коэффициентами дыхания, чем стебли (табл. 24). В течение периода «стеблевание—плодоношение» мы не зафиксировали положительного прироста корней клевера. Видимо, рост лишь компенсировал убыль биомассы, вызванную реутилизацией запасов корней и опадом отмерших частей. Это позволяет принять все дыхание корней клевера за дыхание поддержания. По величине коэффициента дыхания поддержания корни клевера не уступали корням бобов. Генеративные органы бобов и клевера также имели близкие величины коэффициентов дыхания.

Полученные результаты показали, что органы растений отличаются по величине коэффициентов дыхания. У листьев и корней они обычно выше, чем у стеблей. Наиболее низкие показатели имели органы, специализированные на запасании ассимилятов. В связи с этим уместно отметить, что в работе Н. Keulen с соавт. (1982)

модель удовлетворительно описывала рост пшеницы, если величины дыхания поддержания принимали равными 0.030, 0.015 и 0.010 сут⁻¹ соответственно для побегов, корней и колоса.

В литературе сведения о коэффициентах дыхания органов растений немногочисленны и противоречивы (табл. 25). Использование авторами разных методов разделения дыхания на составляющие также затрудняет корректное сопоставление данных. Так, сравнительно низкие величины коэффициента дыхания роста (около 0.10 г · г⁻¹) приводятся для листьев подсолнечника (Mariko, 1988) и огурца (Schapendonk, Challa, 1981 — цит. по: Amthor, 1989). У листьев хлопчатника этот коэффициент составлял 0.54 г · г⁻¹ (Hesketh et al., 1971), а у пшеницы (Голик, 1990) и топинамбура (Kimura et al., 1978) был вдвое ниже.

Одни авторы (Hansen, Jensen, 1977; Lambers, 1979, 1984; Szaniawski, Kielkiewicz, 1982; Szaniawski, 1985) получили для корней более высокие коэффициенты дыхания, чем для листьев. Другие исследователи (Moldau, Karolin, 1977; Голик, 1990; Головкин, 1993) не выявили существенных различий.

По мнению Н. Lambers (1985, 1987), коэффициенты дыхания роста и поддержания целого растения получаются близкими к теоретическим потому, что высокие величины коэффициентов дыхания корней компенсируются более низкими, чем теоретические, величинами коэффициентов дыхания надземной части. Наши результаты и имеющиеся в литературе экспериментальные данные (табл. 25) не подтверждают представлений о том, что ассимилирующим частям растений свойственны более низкие значения коэффициентов дыхания. К такому же выводу приходят и другие авторы (Семихатова, 1990).

Что касается данных о составляющих дыхания репродуктивных и запасающих органов, которые обычно представляют хозяйственный интерес, то они еще более скудные, чем для листьев и корней (табл. 25). Так, для коробочек хлопчатника приводится коэффициент дыхания роста 0.379—0.446 г · г⁻¹ (Hesketh et al., 1971; Thornley, Hesketh, 1972). Коэффициент дыхания поддержания равнялся в среднем 0.006 г · г⁻¹ · сут⁻¹ (Mutsaers, 1976).

Коэффициент дыхания роста колосьев пшеницы составлял около 0.24 г · г⁻¹, а дыхание поддержания снижалось по мере их развития от 0.017 до 0.010 г · г⁻¹ · сут⁻¹ (Голик, 1990). Примерно в таких же пределах изменяется этот показатель и у плодов огурца (Schapendonk, Challa, 1981 — цит. по: Amthor, 1989).

В работе С. С. Hole и А. Barnes (1980) приводятся сведения о составляющих дыхания развивающихся плодов гороха. При постоянной величине коэффициента дыхания роста, равной 0.05 г · г⁻¹, дыхание поддержания снижалось гиперболически от 0.150 до 0.010 г · г⁻¹ · сут⁻¹ с увеличением массы плодов от 0.05 до 2 г. Период с очень высокой скоростью дыхания поддержания продолжался всего несколько дней, когда относительная скорость роста плодов достигала 0.5 сут⁻¹, а их масса была незначительной.

ТАБЛИЦА 25

Эффективность роста (Y_g) и коэффициент дыхания поддержания (m) органов некоторых культурных растений

Культура	Y_g , г · г ⁻¹	m , г · г ⁻¹ сут ⁻¹	Литературный источник
Пшеница:			
листья	0.83	0.080—0.020	Голик, 1990
	—	0.065	Winseler et al., 1988
стебли	0.83	0.100—0.010	Голик, 1990
колосья	0.83	0.070—0.002	Тот же
корни	0.83	0.070—0.010	»
	0.72	0.016	Lambers et al., 1982
Подсолнечник:			
побеги	0.78	0.020	Szaniawski, Kielkiewicz, 1982
листья	0.91	0.040	Mariko, 1988
стебли	0.85	0.046	Тот же
корни	0.69	0.037	Szaniawski, Kielkiewicz, 1982
корни	0.88	0.048	Mariko, 1988
Хлопчатник:			
листья	0.65	0.026	Hesketh et al., 1971
коробочки	0.72	0.001	Тот же
	0.74	0.006	Thornley, Hesketh, 1972
коробочки	—	0.005	Mutsaers, 1976
Лен:			
листья	0.81	0.100	Голик, 1986
коробочки	—	0.060	Тот же
побеги	—	0.120—0.001	»
Люцерна:			
побеги	—	0.030	Reuveni, Gale, 1985
корни	—	0.050	Тот же
Огурец:			
побеги	0.78	0.038	Szaniawski, 1985
корни	0.69	0.060	Тот же
плоды	0.89	0.016—0.007	Schapendonk, Challa, 1981 (цит. по: Amthor, 1989)
Томаты:			
плоды	0.84	0.012	Walker, Thornley, 1978
листья	0.75	0.011	Ho, Thornley, 1978
Горох: плоды	0.95	0.150—0.010	Hole, Barnes, 1980
	0.82	0.003	Flinn et al., 1977
Фасоль:			
побеги	0.80	0.014	Moldau, Karolin, 1977
корни	0.80	0.014	Тот же
Райгас:			
побеги	0.82	0.040	Hansen, Jensen, 1977
корни	0.46	0.093	Тот же
Топинамбур: листья	0.85	0.070	Kimura et al., 1978

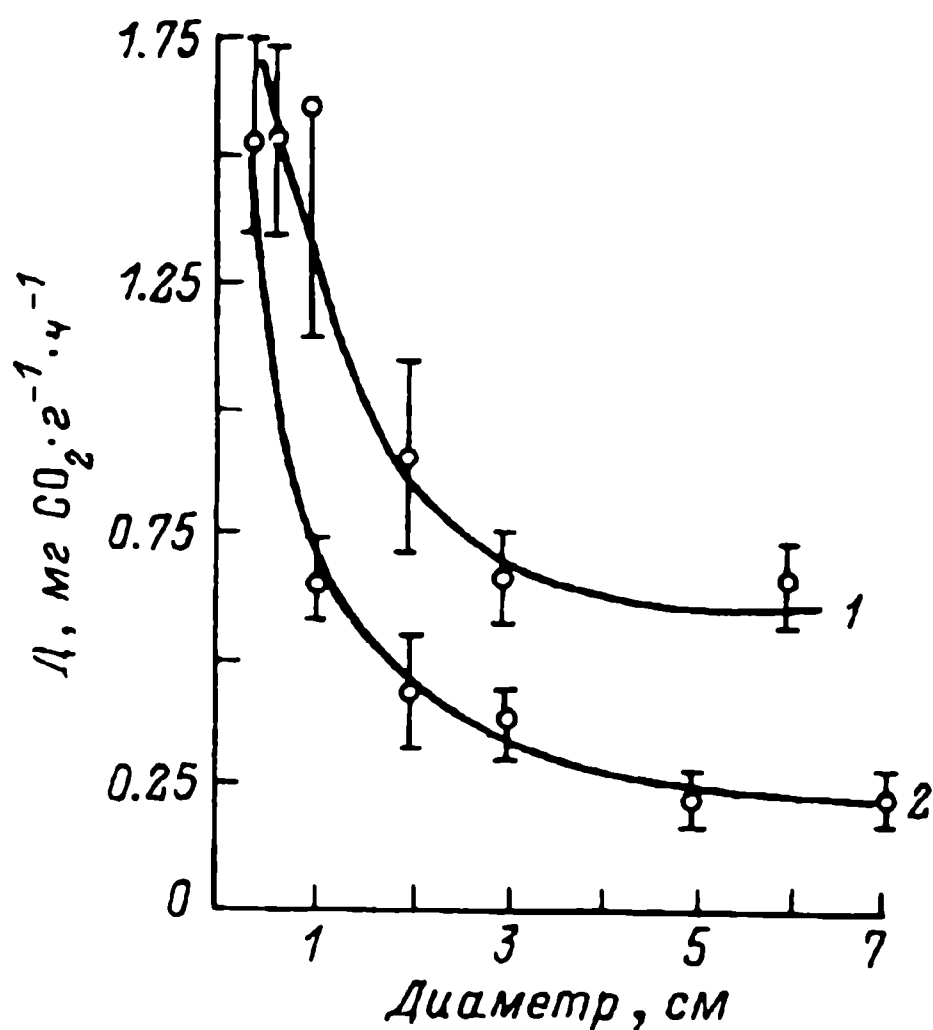


Рис. 37. Скорость дыхания при 20 °С клубней intactных (1) и дефолированных (2) растений *Solanum tuberosum* сорта Приекульский ранний.

Fig. 37. Specific respiration rate ($\text{mg CO}_2/\text{g DW}$ per hour at 20 °C) of tubers of intact (1) and defoliated *Solanum tuberosum* plants (2).

Мелкие плоды томатов отличались от крупных не только по величине коэффициента дыхания поддержания (0.052 и $0.007 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ соответственно), но и по эффективности роста (Walker, Thornley, 1977).

Для выявления изменения дыхания поддержания у клубней мы (Головко, 1986) применили способ, представляющий, по сути, модификацию темнового метода. Измеряли скорость выделения CO_2 в клубнях разного размера, отобранных у растений картофеля спустя 3—4 сут после удаления надземных побегов, и сопоставляли с дыханием клубней intactных растений (рис. 37). Скорость дыхания зачатков клубней достоверно не менялась после дефолиации растений. По-видимому, эти клубни продолжали расти за счет поступления ассимилятов, депонированных в подземной части стеблей и в корнях. Содержание растворимых сахаров в подземной части (стебли + корни) уменьшилось за этот период с 65 до $25 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. Вполне резонно полагать, что сахара оттекали преимущественно в зачатки клубней, так как зоны интенсивного деления клеток обычно доминируют в иерархии акцепторов (Gifford, Evans, 1981). На ранних этапах онтогенеза клубни характеризуются высоким содержанием растворимых сахаров ($70—110 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) и довольно рано в них появляется крахмал, который также может быть частично гидролизован и использован в качестве дыхательного субстрата.

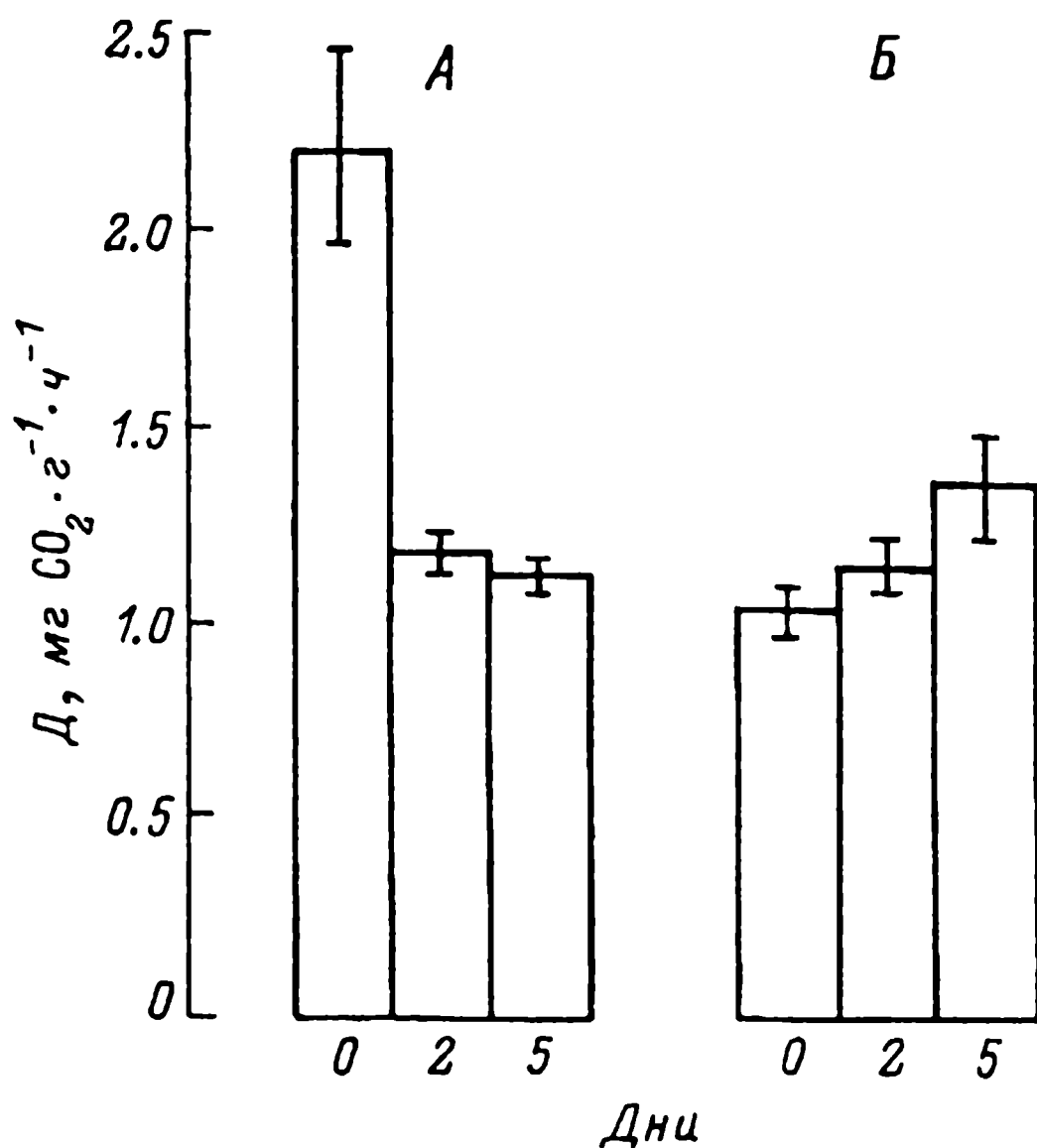


Рис. 38. Изменение дыхательной способности растущих (А) и зрелых колосьев (Б) *Lolium multiflorum* после отделения от побега.

Fig. 38. Changes of specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of growing (A) and mature (Б) *Lolium multiflorum* ears after their separation from the shoot.

У клубней диаметром свыше 1.5—2 см на 3—4-е сутки после удаления ботвы дыхание стабилизировалось на более низком уровне, чем у интактных растений (см. рис. 37). Этот уровень сопоставим со скоростью выделения CO₂ у зрелых клубней в покое при хранении (Schippers, 1977b). Если за дыхание поддержания принять дыхание клубней после удаления ботвы, то у мелких клубней величина коэффициента дыхания поддержания составит 0.010 г · г⁻¹ · сут⁻¹, а у крупных (больше 3 см в диаметре) — 0.005 г · г⁻¹ · сут⁻¹.

Дыхание репродуктивных органов, измеренное после резкого сокращения притока ассимилятов, дает, по всей видимости, представление о минимальных потребностях процессов поддержания. Об этом свидетельствуют результаты, полученные в опытах с райграсом. На рис. 38 приведены наши данные о дыхании молодых (спустя неделю после цветения) и зрелых (молочно-восковая спелость) колосьев. Отделение от растения не повлияло на скорость выделения CO₂ в зрелых колосьях. Дыхание молодых колосьев после отделения от растения снижалось до уровня, отмечаемого в зрелых колосьях. В эквивалентах дыхательного субстрата оно составляло 0.024 г · г⁻¹ · сут⁻¹ (при 20 °C). Это сопоставимо с дыханием поддержания метелок овса. Если разницу в дыхании молодых

колосьев до и после отделения от растения принять за дыхание роста, то коэффициент дыхания роста при относительной скорости роста 0.1 сут^{-1} составит 0.180.

Полученные для репродуктивных органов злаков и бобовых экспериментальные данные находятся в близком соответствии с теоретическими. Клубни картофеля имели более низкую, чем теоретическая, величину коэффициента дыхания роста. В литературе такие же низкие величины приводятся для плодов томата (Walker, Thornley, 1977) и гороха (Hole, Barnes, 1980). Экспериментальные данные других авторов о коэффициенте дыхания роста клубней нам неизвестны. Сведения о дыхании поддержания клубней картофеля сорта Сулев, полученные темновым методом (Kallis, Golovko, 1988), находятся в близком соответствии с результатами, полученными для сорта Приекульский ранний (Головко, 1986, 1990б).

Таким образом, экспериментальные исследования в целом подтверждают теоретические представления о функциональных составляющих дыхания. Экспериментальные величины коэффициента дыхания роста довольно близки теоретически рассчитанным. Измеренные коэффициенты дыхания поддержания варьируют в зависимости от скорости и условий роста и чаще всего превышают минимальную теоретическую величину. Органы растений заметно различаются по величине коэффициентов дыхания: высокие величины более характерны для листьев, низкие — для запасающих органов. Это согласуется с представлениями о зависимости эффективности роста от соотношения между различными фракциями биомассы.

5.4. Дыхание и транспорт ассимилятов

Дыхание донорных листьев. В литературе имеется большое количество данных о возрастных изменениях дыхания листьев (см. гл. 3). Многие авторы (Kimura et al., 1978; Голик, 1990) связывали онтогенетический ход дыхания с ростом и содержанием белка, но не с функцией листа, которая меняется по мере формирования листовой поверхности от акцепторной к донорной. На начальных стадиях рост листа почти полностью зависит от субстратов (углерод, неорганические ионы), поступающих из зрелых и старых листьев. Их транспорт осуществляется по зрелым ситовидным элементам, а разгрузка в растущие клетки пластинчатой меристемы — через незрелые ситовидные клетки (Turgeon, 1989). Зона разгрузки не имеет специализированных клеток и движется вместе с развитием процесса дифференцировки ситовидных элементов, оставаясь внутри меристемы, пока та не иссякнет в листе полностью (Гамалей, 1990). Импорт углерода возрастает по мере разворачивания листа и достигает максимума, когда лист сформирует 20—30 % от конечной площади (Dale, Milthorpe, 1983). Поступление углерода сохраняется на довольно высоком уровне до тех пор, пока лист не

достигнет 40—50 % от площади. Затем по мере прекращения роста растяжением скорость импорта падает до очень низких величин, и лист переходит к экспорту собственных продуктов фотосинтеза (Dale, 1985).

О механизмах, контролирующих переход развивающегося листа от импорта к экспорту собственных продуктов фотосинтеза, известно сравнительно немного. В последнее время особое значение придается процессам становления транспортных коммуникаций. В обзоре R. Turgeon (1989) рассматриваются сведения о том, что симпластическая разгрузка флоэмы прекращается, когда закрываются плазмодесмы, связывающие ситовидные элементы с окружающими клетками. В результате прекращения импорта происходит выравнивание концентрации сахаров между мезофиллом и флоэмой. Экспорт начинается после возникновения обратного соотношения концентраций. У большинства видов индукция экспорта в листе соответствует периоду достижения им 40—60 % от конечной площади. В этот же период происходит переход от роста делением к растяжению клеток, начинается вакуолизация мезофилла, развитие сети межклетников, что создает структуры для промежуточного депонирования ассимилятов (Гамалей, 1990).

Прежде чем лист сможет стать экспортером ассимилятов, он должен достигнуть достаточно высокой фотосинтетической активности, чтобы образование ассимилятов превысило собственные потребности на рост и дыхание. Поэтому время перехода листа к донорной функции обычно совпадает с положительным балансом углерода в листе (Hopkinson, 1964; Constable, Rawson, 1980). По мнению Ю. В. Гамалея (1996), положительный баланс между этими процессами — первое и самое важное условие развития межклеточной транспортной сети.

Онтогенетические аспекты изменения фотосинтетической активности листьев документированы достаточно полно (Мокроносов, 1981; Šesták, 1981; Leach, Baker, 1983). Способность листьев фиксировать CO_2 появляется рано и достигает максимума еще до завершения роста листовой пластинки (рис. 39). Динамика активности основных фотосинтетических ферментов обычно соответствует онтогенетическому изменению скорости фотосинтеза. Первоначально значительная часть ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода включается в белки и структурные углеводы. После достижения листом 20—25 % от конечной площади увеличивается включение углерода в «растворимую» и «нейтральную» фракции, содержащие транспортные сахара. Особенно четко это проявляется у видов, транспортирующих сахарозу.

Скорость экспорта достигает максимума незадолго до завершения роста листовой пластинки. После завершения роста листовой пластинки фотосинтез начинает снижаться, но экспорт может оставаться на достаточно высоком уровне. Это свидетельствует о снижении собственных потребностей листа в энергетическом материале.

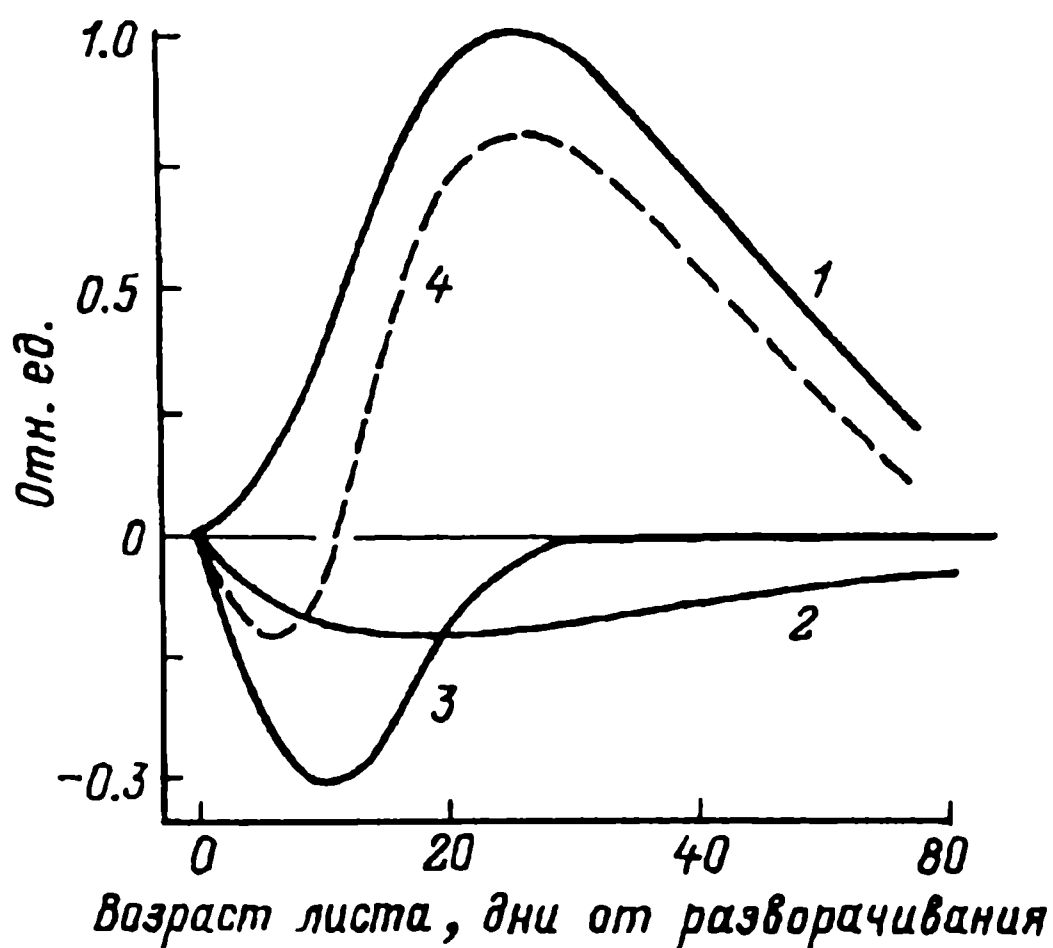


Рис. 39. Динамика составляющих углеродного баланса листа.

1 — нетто-фотосинтез, 2 — дыхание, 3 — рост, 4 — нетто-экспорт.

Fig. 39. Scheme of dynamics of the leaf carbon balance components.

1 — nettophotosynthesis, 2 — respiration, 3 — growth, 4 — nettoexport.

У видов, которые накапливают в основном сахарозу (ячмень, пшеница), значительная ее часть компартментирована в вакуоле. За счет мобилизации сахарозы из вакуоли поддерживается сахарозный пул в цитозоли, транспорт и дыхание во время темноты (Gordon, Johnson, 1984). У видов, которые накапливают крахмал в хлоропластах (сахарная свекла, соя), в темноте синтез сахарозы осуществляется за счет деградации крахмала (Silvius et al., 1979; Fondy, Geiger, 1982). У бобовых содержание крахмала достигает 20—30 % от сухой массы листьев. Крахмал утилизируется из листьев обычно во время налива семян, когда фотосинтез снижается (Giaquinta et al., 1980).

Количество углерода, которое может быть экспортировано из листа, зависит не только от фотосинтеза, но и от дыхания. Этому обстоятельству уделяется мало внимания, по всей видимости, из-за того, что скорость темнового дыхания зрелого листа обычно не превышает 10—15 % от скорости нетто-фотосинтеза. Не учитывается, что темновое дыхание донорных листьев осуществляется и днем, и ночью. В результате суточные затраты дыхательного субстрата могут достигать 25—30 % ассимилированного углерода.

Проведенный нами (Головко, 1993, 1998) анализ закономерностей изменения дыхания листа картофеля с прохождением через последовательные фазы sink и source (рис. 40) позволил установить, что максимальные величины скорости дыхания (6—8 мг $\text{CO}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$, при 20 °C) имеют место в период, когда листья характеризуются низкой интенсивностью фотосинтеза и растут за счет импорта

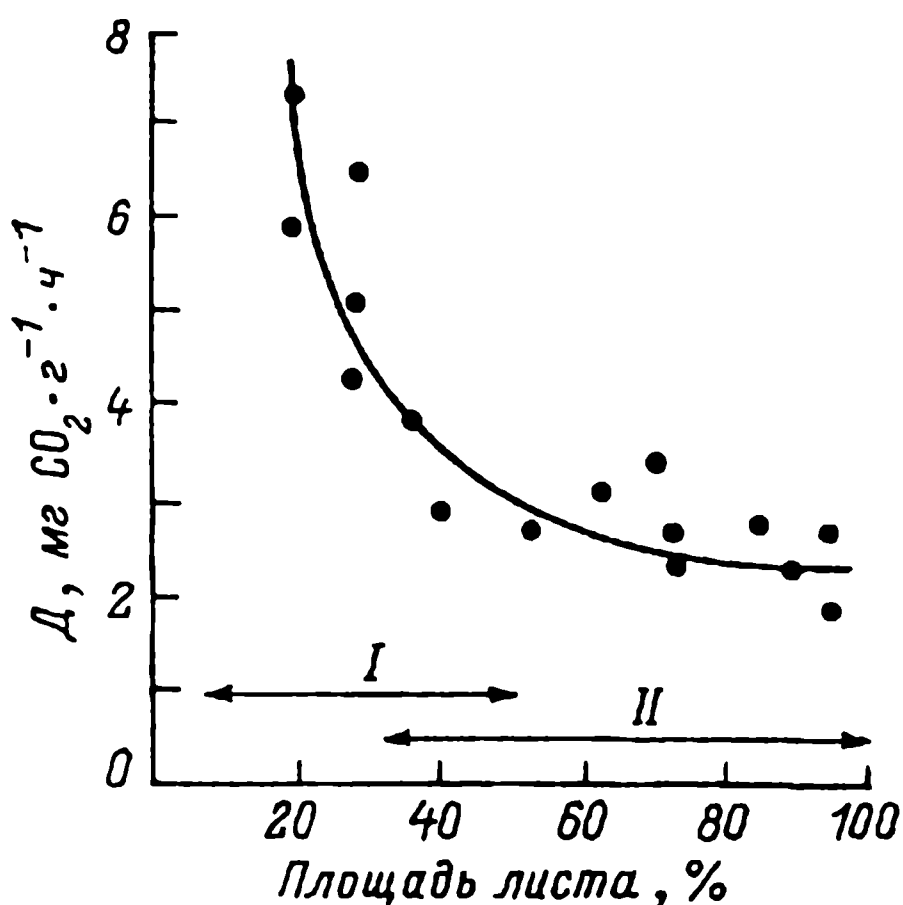


Рис. 40. Динамика дыхательной способности листьев *Solanum tuberosum* в зависимости от функционального состояния.

I и II — фазы импорта и экспорта соответственно.

Fig. 40. Specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of *Solanum tuberosum* leaves as function of leaf area increasing and changing of their functional state (transition from sink to source).

I and II — periods of assimilate import and export respectively.

ассимилятов (Головко, 1984). Их площадь не превышала 20—25% от конечной. На дыхание, связанное с новообразованием единицы биомассы листьев, расходовалось в среднем 0.35—0.40 единиц субстрата (см. табл. 21 и 23). Ежедневно в процессе дыхания окислялось количество субстрата, равное 8—10 % сухой биомассы. В течение периода, когда сформировалось около 40 % площади, дыхание листа быстро снижалось. Стабилизация дыхания предшествовала завершению роста и отмечалась при достижении листом 60—70 % площади. Дыхание листьев мало менялось вплоть до появления признаков старения. Коэффициент дыхания поддержания (кДп, *m*) составлял 0.030—0.040 г/(г · сут) (см. табл. 21, 23 и 24). Судя по величине дыхания завершивших рост листьев за сутки окислению подвергалось количество дыхательного субстрата, равное 3—4 % от их биомассы, что эквивалентно 25—30 % ассимилированного при фотосинтезе углерода. Следовательно, только 70 % ассимилятов доступно для экспорта. Это согласуется с данными, представленными в работе С. Н. Чмора и Г. А. Слободской (1988).

Экспорту ассимилятов предшествует их загрузка в транспортную систему, представляющую собой сложный функциональный комплекс. Существует много данных, указывающих на то, что в листьях высших растений местом загрузки ассимилятов служит комплекс клетка-спутник—ситовидный элемент (КС—СЭ). С началом экспорта в спутниках зрелых комплексов резко возрастает

объем хондриома (Гамалей, 1990). Парциальный объем хондриома в спутниках разных типов колеблется от 10 до 25 %. В соседних клетках мезофилла этот показатель не превышает 0.5 %, в клетках запасающей паренхимы он еще ниже, а в меристематических клетках составляет около 5 %. Это свидетельствует о высокой энергоемкости загрузки флоэмы, которая осуществляется против концентрационного градиента (Fellow, Geiger, 1974; Курсанов, 1976; Giacinta, 1983). Основные энергетические затраты на флоэмный транспорт, по всей видимости, связаны с созданием осмотического пика в комплексах терминальной флоэмы листа.

Особенности организации терминальной флоэмы определяют путь ассимилятов из клеток мезофилла к жилкам: он может быть апопластным, симпластным или комбинированным. По данным Ю. В. Гамалея (1990), у современных тропических видов и видов тропического происхождения, для которых характерны многочисленные симпластические контакты секреторных клеток с клетками мезофилла, основным способом загрузки флоэмы является симпластический канализированный транспорт. Транспортные сахара представлены олигосахаридами рафинозного ряда, которые составляют до 90 % от всех сахаров флоэмного экссудата. Сезонным видам умеренных и высоких широт, у которых число плазмодесм на стенке клеток-спутников, обращенных к мезофиллу, на 2—3 порядка ниже, свойствен апопластический путь загрузки флоэмы. Транспортная форма ассимилятов, специфичных для этого способа загрузки, — сахароза. Апопластический путь включает в себя выделение сахарозы через плазмалемму клеток мезофилла в свободное пространство, где она движется путем диффузии и концентрируется при участии мембранных переносчиков, локализованных на плазмалемме клеток-спутников. Считается, что концентрация сахарозы в комплексе КС—СЭ в 3—5 раз выше, чем в клетках мезофилла.

Недавно Ю. В. Гамалеем (1994) высказано предположение, что движущей силой симпластной загрузки является ток под давлением. Ассимиляты транспортируются по эндоплазматической сети из мезофилла в ситовидные элементы через десмотрубочки. В случае апопластного пути ассимиляты транспортируются по мезофиллу через эндоплазматическую сеть и поглощаются из апопласта клетками-спутниками за счет эндоцитоза.

Из сказанного очевидно, что представления о структуре и механизмах загрузки флоэмы развиваются весьма динамично, но все еще остаются до конца не выясненными. Роль дыхания в событиях, связанных с транспортом из листа, также изучена пока недостаточно. Предполагают, что оно участвует в синтезе транспортных форм сахаров: для синтеза 1 моля сахарозы требуется 3 моля АТФ, что эквивалентно затратам в дыхании 0.0395 г С на 1 г С синтезируемой сахарозы. По теоретическим расчетам, основанным на допущении, что трансмембранный перенос 1 моля сахарозы требует 1 моля АТФ, дыхательные затраты на загрузку флоэмы составляют

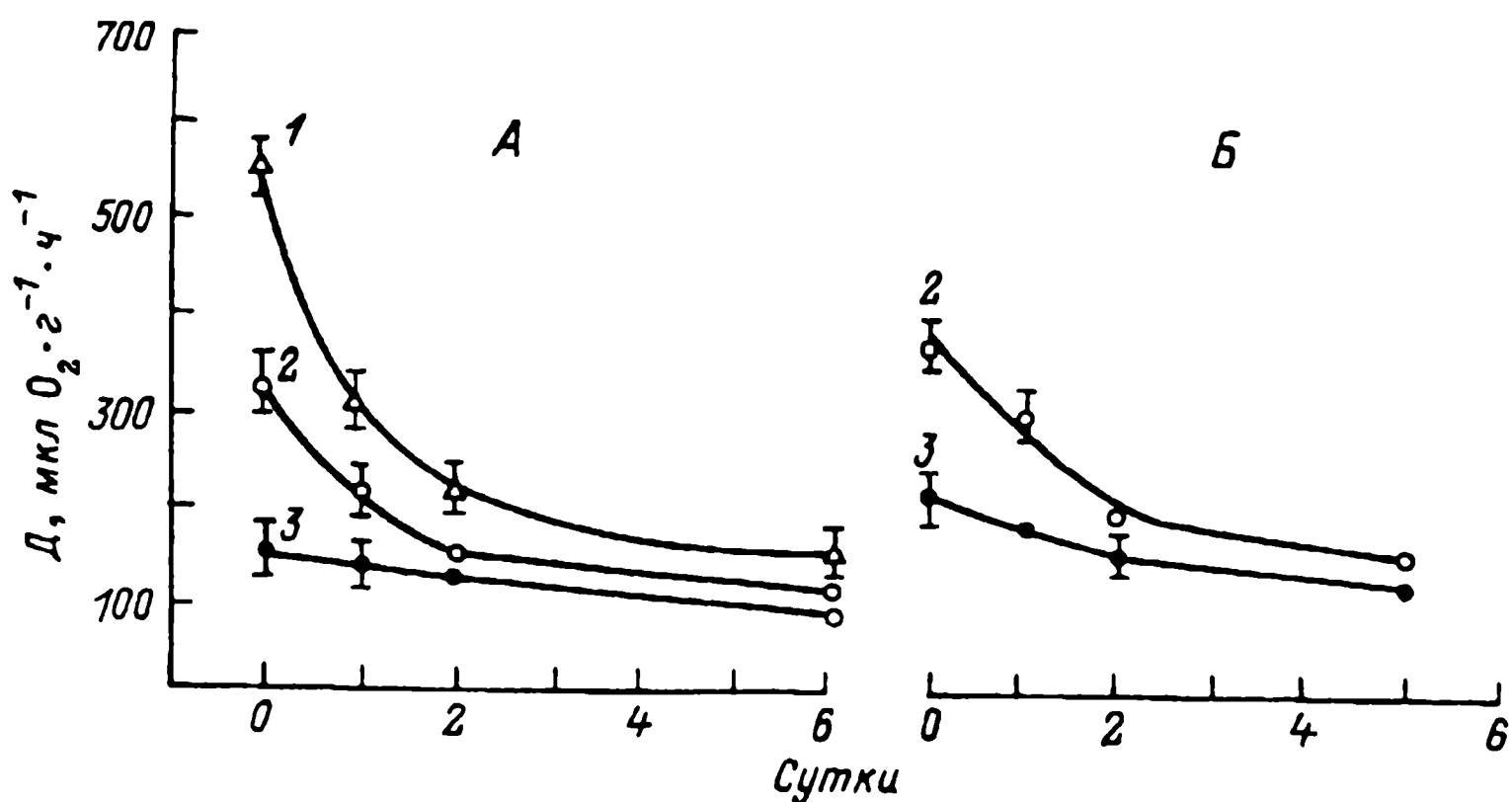


Рис. 41. Дыхательная способность молодых (1), зрелых (2) и стареющих листьев (3) *Vicia faba* (А) и *Avena sativa* (Б) в продолжительной темноте.

Fig. 41. Changes of respiration rate ($\mu\text{l O}_2/\text{g FW}$ per hour at 20°C) of young (1), mature (2) and old (3) *Vicia faba* (A) and *Avena sativa* (B) leaves during continued darkness.

0.0132 г С на 1 г экспортированного С. В сумме окислению в дыхании подвергается 5.3 % экспортированных сахаров. Эти расчеты, выполненные F. W. T. Penning de Vries (1975b), свидетельствуют о том, что эффективность транспорта не превышает 95 %.

Экспериментальные оценки доли ассимилятов, потраченных на дыхание, от экспортируемого количества весьма противоречивы — от 1.4 (Sovonick et al., 1974) до 18 % (Ho, Thornley, 1978). По данным D. L. Hendrix и R. I. Grange (1991), при экспорте сахарозы из листьев хлопчатника на 1 моль окисленной при дыхании глюкозы приходится 5 молей экспортированной сахарозы. Другими словами, на экспорт каждого моля сахарозы тратится примерно 140 ккал. Для листьев сахарной свеклы соотношение окисленной при дыхании глюкозы и экспортированной сахарозы составило 1:6 (Fondy, Geiger, 1982).

Существующие методы разделения дыхания на функциональные составляющие не позволяют прямо измерить дыхание, связанное с экспортом. Определенную информацию можно извлечь из динамики дыхания интенсивно растущих, зрелых и стареющих листьев при продолжительном выдерживании растений в темноте. Наши определения (Головко, 1982) показали, что в результате затемнения наиболее сильно реагировали на сокращение в растениях доступных фондов субстрата молодые, интенсивно растущие листья (рис. 41). Их дыхание снижалось втрое. Дыхание стареющих листьев изменялось очень слабо. Зрелые листья снижали дыхание вдвое.

В продолжительной темноте неразвернувшиеся листья снижали дыхание вследствие сокращения притока необходимых для роста

ассимилятов. У стареющих листьев, экспорт из которых невелик, дыхание практически не менялось. Зрелые листья не снижали дыхания вследствие истощения доступных для экспорта ассимилятов. Следовательно, можно полагать, что разное изменение дыхания листьев связано с их положением в донорно-акцепторной системе растения. Судя по степени изменения скорости поглощения O_2 в зрелых листьях, 45—50 % дыхания было связано с их донорной функцией. К такому же результату в опытах с *Vicia faba* пришли и другие авторы (Irving, Silsbury, 1987), исследовавшие изменения дыхания и удельной поверхностной плотности листьев в темноте после облучения растений светом высокой и низкой интенсивности.

Тот факт, что дыхание, связанное с экспортом ассимилятов, может достигать 50 % от общего дыхания донорного листа, подтверждается анатомо-морфологическими данными. Так, согласно расчетам, основанным на сопоставлении парциального объема хондриома спутников и клеток мезофилла, флоэма мелких жилок не уступает мезофиллу по суммарному содержанию митохондрий (Гамалей, 1990). Это означает, что на терминальную флоэму приходится как минимум 50 % от общего темнового дыхания листа.

Косвенно о связи дыхания зрелых листьев с экспортом ассимилятов свидетельствуют также данные наших опытов с воздействием короткого дня на растения картофеля (Маркаров и др., 1993). Сокращение фотопериода приводило к снижению в листьях *Solanum tuberosum* (сорт Идеал) и *S. andigenum* содержания транспортных форм сахаров (табл. 26). Этому соответствовало пропорциональное уменьшение дыхания листьев. Листья *S. stoloniferum*, у которых на коротком дне наблюдалось усиление фотосинтеза (на 25 %), не снижали дыхания. Нами подсчитано, что во время налива клубней в дыхании, связанном с экспортом ассимилятов из листьев, окисляется 6—8 % участвующих в транспорте сахаров (Головко,

ТАБЛИЦА 26

Влияние фотопериода на содержание растворимых углеводов и дыхание листьев картофеля

Вид	Растворимые углеводы, мг · г ⁻¹		Скорость выделения CO ₂ , мг · г ⁻¹ · ч ⁻¹	
	ДД	КД	ДД	КД
<i>Solanum tuberosum</i>	37 ± 2	26 ± 3*	4.1 ± 0.2	3.1 ± 0.1*
<i>S. andigenum</i>	43 ± 2	35 ± 2*	4.5 ± 0.1	3.3 ± 0.1*
<i>S. stoloniferum</i>	27 ± 2	24 ± 1	3.4 ± 0.2	3.2 ± 0.1

Примечание. ДД — длинный (естественный) день продолжительностью свыше 16 ч; КД — короткий день (11 ч). Растения получали КД в течение 20 сут, начиная с появления зачатков бутонов. * — различия достоверны при $P < 0.005$.

1990б). Другими словами, эффективность экспорта ассимилятов из листьев картофеля в период налива клубней составляла не менее 92 %, что сопоставимо с величиной 94.7 %, полученной теоретически (Penning de Vries, 1975b).

Дыхание стеблей и дальний транспорт. Вопрос о механизме, а следовательно, энергетике дальнего транспорта до сих пор остается открытым (Курсанов, 1976; Johnson, 1986). А. Л. Курсанов (1976) указывал на принципиальную возможность участия в транспорте нескольких дополняющих друг друга механизмов: электроосмос, ток протоплазмы, контрактильные белки и массовый ток. Наиболее распространена гипотеза Мюнха о перетекании растворов под влиянием разности осмотического давления в начале и конце пути. Согласно осмотической концепции, флоэмный транспорт рассматривается как свободный ток под давлением (Münch, 1930). Разность осмотического давления в системе дальнего транспорта зависит главным образом от активности секреции осмотиков (сахарозы) в ситовидные трубки, т. е. от процесса загрузки (Гамалей, 1990). В создании градиента давления участвуют также разгрузочные процессы.

Исследования тонкой организации проводящей системы показали, что механизм транспорта может быть более сложным. Наличие структурного белка в ситовидных трубках, в частности его присутствие в порах ситовидной пластинки, позволяет предполагать участие белковых структур во флоэмном транспорте ассимилятов. Если это так, то для функционирования контрактильных белков необходим АТФ и, следовательно, флоэмный транспорт связан с энергетическим обменом проводящей ткани. Роль продуцентов метаболитов и энергии для поддержания функций ситовидных трубок отводят сопровождающим клеткам и клеткам паренхимы. Важно отметить, что флоэмные ткани благодаря наличию хорошо развитых паренхимных клеток могут удерживать часть транспортируемых ассимилятов в виде временных отложений.

В литературе сведения о связи дыхания стеблей и черешков листьев с транспортной и запасующей функциями единичны (см. обзор: Amthor, 1989). Нами отмечено (см. гл. 3), что в онтогенезе растения дыхание стеблей падает быстрее по сравнению с листьями. Это снижение наблюдается на фоне многократного увеличения фондов неструктурных углеводов. Регрессионный анализ показал, что скорость выделения CO_2 снижалась обратно пропорционально увеличению содержания в стеблях углеводов (рис. 42, а). Такая зависимость может иметь место в случае, когда затраты на флоэмный транспорт и запасание ассимилятов в паренхимных клетках проводящей системы стебля сравнительно невелики. Это предположение подтверждается характером зависимости дыхания стеблей райграса от содержания в них восстановленной формы азота (белка) (рис. 42, б). Линия регрессии отсекает на оси ординат очень небольшой отрезок ($0.21 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{г} \cdot \text{ч}$). Дыхание, не связанное с белковым хозяйством клеток, обусловлено, скорее всего, специ-

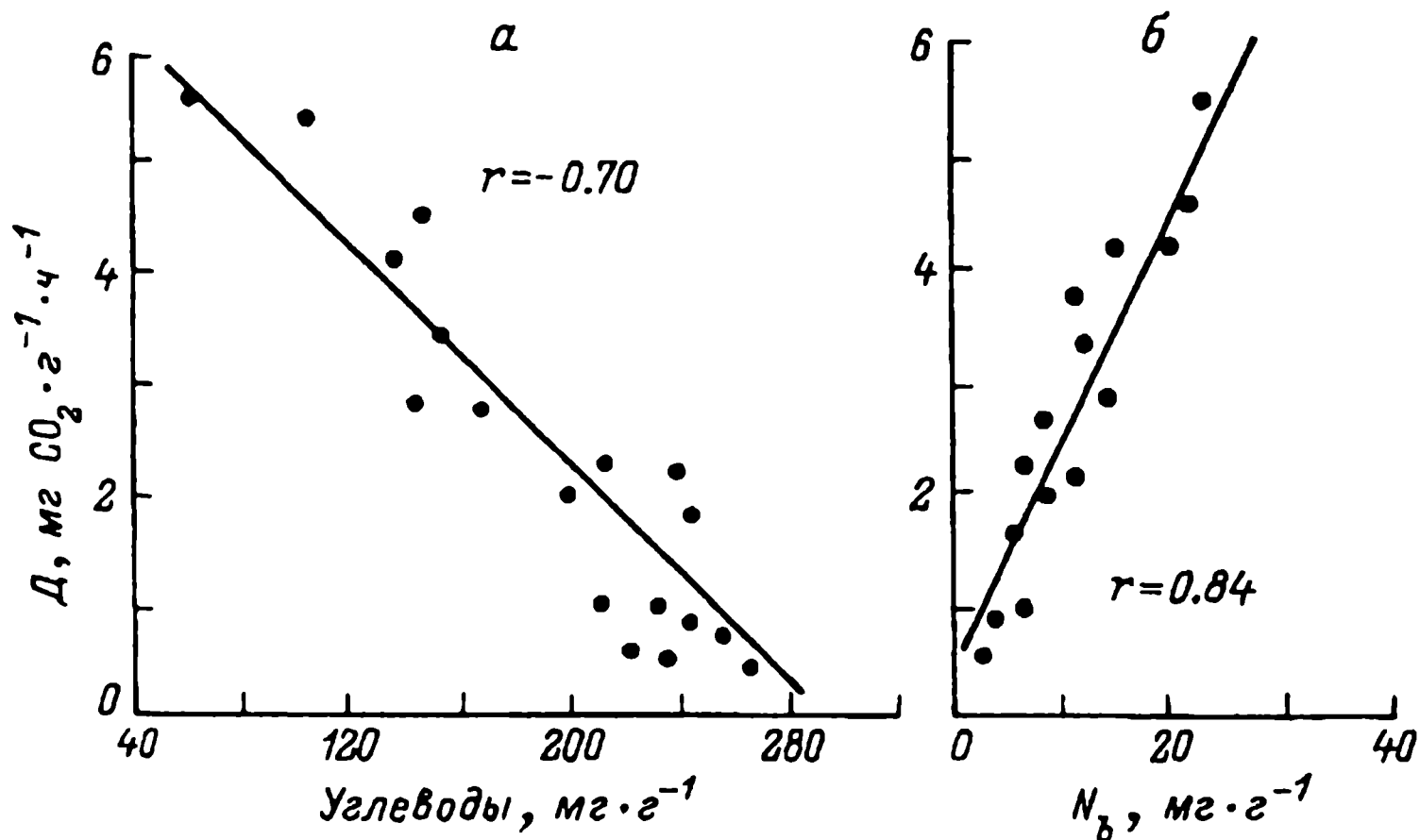


Рис. 42. Дыхание стеблей *Lolium multiflorum* как функции содержания неструктурных углеводов (а) и восстановленного азота (б).

Fig. 42. Specific respiration rate (mg CO_2/g DW per hour at 20 °C) of *Lolium multiflorum* stems as a function of tissues non-structural carbohydrates (а, mg/g) and organic nitrogen concentration (б, mg/g).

фическими функциями флоэмы. Оно составляет 20—30 % от дыхания стеблей зрелых растений. В связи с этим важно отметить, что в условиях продолжительной темноты (2—3 сут), когда сокращается количество доступных для транспорта продуктов текущего фотосинтеза, дыхание стеблей зрелых растений райграса (Головко и др., 1992), овса (Головко, 1985а) и картофеля (Kallis, Golovko, 1988) также снижается на 20—25 %.

Полученные данные дают основание полагать, что основная часть (примерно 80 %) выделяемого в стеблях и черешках CO_2 обусловлена процессами роста и поддержания и только 20 % — их специфическими функциями: проводящей и в ряде случаев — запасающей. В пользу того, что энергетические затраты обусловлены больше поддержанием структуры системы дальнего транспорта, чем ее функциями, свидетельствуют также результаты исследований дыхания и передвижения ассимилятов в черешках и стеблях при воздействии локального охлаждения, аноксии или ингибиторов (Coulson et al., 1972; Geiger, Sovonick, 1975; Willenbrink, Schuster, 1978; Dzieciol et al., 1982).

По Ю. В. Гамалею (1990), направленность и скорость транспортных потоков во флоэме практически полностью определяются разностью осмотического давления в проводящих элементах разных ее зон. К этому следует добавить, что сам процесс дальнего транспорта является менее энергоемким, чем поддержание структуры, осуществляющей эту функцию.

5.5. Связь дыхания с поглощением ионов в корнях

Вопрос о дыхательной цене функционирования корней как органов поглощения элементов минерального питания привлекает внимание многих исследователей (Lambers, 1979, 1985, 1987; Veen, 1981; Lambers et al., 1983; Kallaraskal, Milburn, 1985; Werf van der et al., 1988). Для разложения дыхания корней на компоненты обычно используют методы множественной регрессии (Veen, 1981; Werf van der et al., 1988).

Мы (Май, Головки, 1988) разработали метод, позволяющий измерить в прямом опыте дыхание интактных корней, связанное с поглощением ионов. Для этой цели растения овса выращивали на питательном растворе по методу Т. Ingstad (1971), добавляя питательные элементы в расчете на высокую (0.22 сут^{-1}) и низкую (0.12 сут^{-1}) относительные скорости роста. В опытах использовали 3—4-недельные растения, у которых измеряли скорость выделения CO_2 интактными корнями в растворе KNO_3 (1 мМ) + CaSO_4 (0.2 мМ) и в растворе CaSO_4 (0.2 мМ); pH растворов 4.5—5.5.

Стимуляцию дыхания корней в KNO_3 обнаружили у растений с низкой скоростью роста и концентрацией ионов в биомассе

ТАБЛИЦА 27

Содержание K^+ и NO_3^- в сухой массе и дыхание корней *Avena sativa* в растворе CaSO_4 (D_1) и KNO_3 (D_2)

Вариант	Содержание, мкмоль г ⁻¹		Дыхание корней, мг СО ₂ · г ⁻¹ ·ч ⁻¹			
	К ⁺	NO ₃ ⁻	Д ₁	Д ₂	Д ₂ - Д ₁	
Опыт 1						
г _N = 0.22	608	724	8.1 ± 0.2	8.0 ± 0.2	-0.1 ± 0.1	19
г _N = 0.12	444	166	6.0 ± 0.3	6.0 ± 0.3	0.3 ± 0.1*	17
Опыт 2						
Контроль (г _N = 0.22)	581	512	15.2 ± 1.7	14.0 ± 1.8	-1.2 ± 0.5	7
48 ч на СаSO ₄ (0.2 мМ)	362	117	11.5 ± 0.9	12.9 ± 0.9	1.4 ± 0.2*	6
16 ч на КNO ₃ (5 мМ)	730	730	10.0 ± 1.0	12.6 ± 0.5	2.6 ± 0.8**	5

Примечание. Приведены средние величины дыхания из n измерений (по 1—3 растениям в каждой пробе) и их квадратичные ошибки. r_N — скорость роста, сут^{-1} . * — различия достоверны при $P > 0.01$, ** — различия достоверны при $P > 0.05$.

(табл. 27, опыт 1). У растений с высокой скоростью роста стимуляцию дыхания корней наблюдали в случае, если растения перед измерением длительно выдерживали в растворах CaSO_4 (0.2 мМ) или KNO_3 (5 мМ) (опыт 2).

Стимуляция дыхания корней в растворах питательных солей показана в ряде работ (Willis, Yemm, 1955; Veen, 1981; Barneix et al., 1984; Sasacawa, La Rue, 1986). Обычно усиление дыхания наблюдалось в течение нескольких часов (с максимумом через 6—8 ч) после перемещения растений в растворы солей. Авторы связывали дополнительное выделение CO_2 с ассимиляцией ионов (прежде всего NO_3^-), т.е. затратами энергии на их поглощение и метаболизацию.

Мы обнаружили усиление дыхания корней овса в растворе питательных солей по сравнению с CaSO_4 и связываем дополнительное выделение CO_2 в корнях при перемещении растений в раствор KNO_3 в основном с поглощением K^+ и NO_3^- , потому что измерения длились не более 1 ч. За это время восстановление NO_3^- не могло быть значительным (Morgan et al., 1985).

Стимуляция дыхания корней овса в растворе KNO_3 , наблюдаемая в опытах 1 и 2, обусловлена, вероятно, разными причинами. Можно полагать, что при низкой скорости роста $r_N = 0.12$ (опыт 1) и после выдерживания растений в течение 48 ч на CaSO_4 (опыт 2) усиливалось поглощение K^+ и NO_3^- . У растений, предварительно выдержанных на 5 мМ KNO_3 (опыт 2), имела место активация системы поглощения данных ионов. Предположения о механизме стимуляции дыхания нитратами сделать довольно трудно, так как мало известно о системах поглощения NO_3^- . В отношении K^+ можно предположить активацию калием H^+ -транслоцирующих АТФаз (Батов, Коренькова, 1984; Briskin, 1986).

Полученные данные показали, что в зависимости от варианта опыта доля дыхания, связанная с поглощением ионов, составляла 7—25 % от общего дыхания корней.

В литературе практически отсутствуют экспериментальные оценки стоимости процессов поглощения ионов из окружающей среды и их транспорта. I. R. Johnson (1983) включил в модель дыхания компоненту, связанную с поглощением ионов нитрата. Применение модели к данным работы R. K. Szaniawski и M. Kielkiewicz (1982) показало, что поглощение 1 кг азота эквивалентно выделению 2 кг CO_2 .

Для кукурузы получена величина, равная $3.2 \text{ кг } \text{CO}_2 (\text{кг} \cdot \text{N})^{-1}$, что составляет примерно 38% всех дыхательных затрат в корнях (Veen, 1981). Сведения для двух видов *Carex* представлены в работе A. Werf van der с соавт. (1988). В зависимости от условий произрастания и фазы роста на поглощение ионов корни использовали от 10 до 40 % всей поставляемой дыханием энергии. Полученные нами данные ближе к нижнему пределу величин, приводимых в литературе.

D. T. Clarkson (1985) рассматривал энергетическую стоимость минерального питания в широком и более узком смыслах. По его мнению, в узком смысле оценка стоимости минерального питания включает в себя только ту часть дыхания, которая непосредственно связана с процессами активного поглощения ионов, движения ионов по симпласту и выделения в ксилему. Исходя из результатов опытов с овсом и данных литературы нам представляется, что в норме у интенсивно растущих растений эта величина составляет в среднем 15—25 % от общего дыхания. Другими словами, если рассматривать корни как специализированную систему поглощения ионов, то можно заключить, что стоимость поглощения ионов невысока по сравнению с затратами на рост и поддержание корней.

В широком смысле оценка стоимости минерального питания должна включать дыхание на рост и поддержание корневых систем, потери углерода за счет корневых выделений и т.п. (Clarkson, 1985). Наши определения и имеющиеся в литературе сведения показали, что величина коэффициентов дыхания корней сопоставима с листьями (см. гл. 5.2). Это позволяет полагать, что дыхательные затраты корней составляют существенную часть баланса углерода растений.

Заключение. Полифункциональность, другими словами, множественность взаимосвязей дыхания с процессами жизнедеятельности растений, в значительной степени затрудняет, а в ряде случаев делает просто невозможным точное обозначение грани между различными функциональными составляющими дыхания. Тем не менее, на наш взгляд, концепция функциональных составляющих, и в частности двухкомпонентная модель дыхания, сыграла свою положительную роль, пробудив в 70—80-е годы бурный интерес к исследованиям дыхания. Определения дыхательной цены роста, поддержания, транспорта и запасаания ассимилятов, поглощения минеральных элементов дали количественные ориентиры, позволяющие глубже понять характер массо- и энергообмена растительных организмов, а следовательно, их продукционный процесс.

6. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений

Классические представления о донорно-акцепторной системе (ДАС) растений сложились в 70-е годы как результат исследования взаимодействия органов, производящих и потребляющих ассимиляты (Warren, Wilson, 1972; Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981).

Морфологи обычно классифицируют части растений на основе их главной функции. Листья, ассимилирующие и экспортирующие углерод, относят к донорам, а все другие части (корни, репродуктивные и запасающие органы), импортирующие ассимиляты, — к акцепторам. Но одни и те же части растения, например листья, могут одновременно образовывать и использовать ассимиляты, а корни и другие органы — импортировать и экспортировать продук-

ты фотосинтеза. Противоречие, по крайней мере частично, снимают физиологи, которые основываются на метаболической направленности процессов, осуществляемых в тех или иных органах: образование субстрата при фотосинтезе или за счет мобилизации резервного углерода (донорная функция) и использование ассимилятов на дыхание, рост и запасание (акцепторная функция).

В литературе достаточно полно освещены вопросы фотосинтетического обеспечения роста и морфогенеза, обуславливающие последовательную смену донорно-акцепторных связей в растении (см.: Мокроносов, 1981). Однако до наших работ (Головко, 1990а, 1993, 1998) донорно-акцепторная концепция мало привлекалась для изучения вопросов физиологии дыхания растений как целостного организма.

Дыхание присутствует во всех элементах ДАС. Оно функционирует как метаболический акцептор углерода и занимает центральное место в клеточном метаболизме потребляющих, производящих и поставляющих ассимиляты органов.

В главе 5 нами были обозначены связи дыхания с ростом и специфическими функциями органов. С помощью оригинальных методов определена дыхательная цена транспорта ассимилятов из листьев, запасаения продуктов фотосинтеза в специализированных органах, а также поглощения ионов в корнях. Для полного анализа далее необходимо рассмотреть закономерности соотношения дыхания, фотосинтеза и роста со сменой донорно-акцепторных отношений в растении и в связи с особенностями структурно-функциональной организации донорно-акцепторной системы разных видов.

Другой немаловажный аспект — роль дыхания в распределении, временном депонировании и реутилизации углерода. В этих процессах проявляются наиболее ярко фундаментальные свойства донорно-акцепторной системы растений, позволяющие согласовать возможность фотосинтетического аппарата производить ассимиляты со способностью их утилизировать.

6.1. Вклад производящих, поставляющих и потребляющих ассимиляты органов в дыхание целого растения

Исследования дыхания для определения дыхательных затрат (количества окисленного в дыхании субстрата) проводятся с разными целями. Эти данные необходимы для анализа составляющих углеродного баланса растений и сопоставления видов, изучения направленности метаболизма (соотношение анаболизма и катаболизма) на различных этапах жизни растений и под влиянием внешних факторов. Величины дыхательного окисления органического углерода используются для оценки масштабов выделения CO_2 при дыхании растительностью в различных экосистемах.

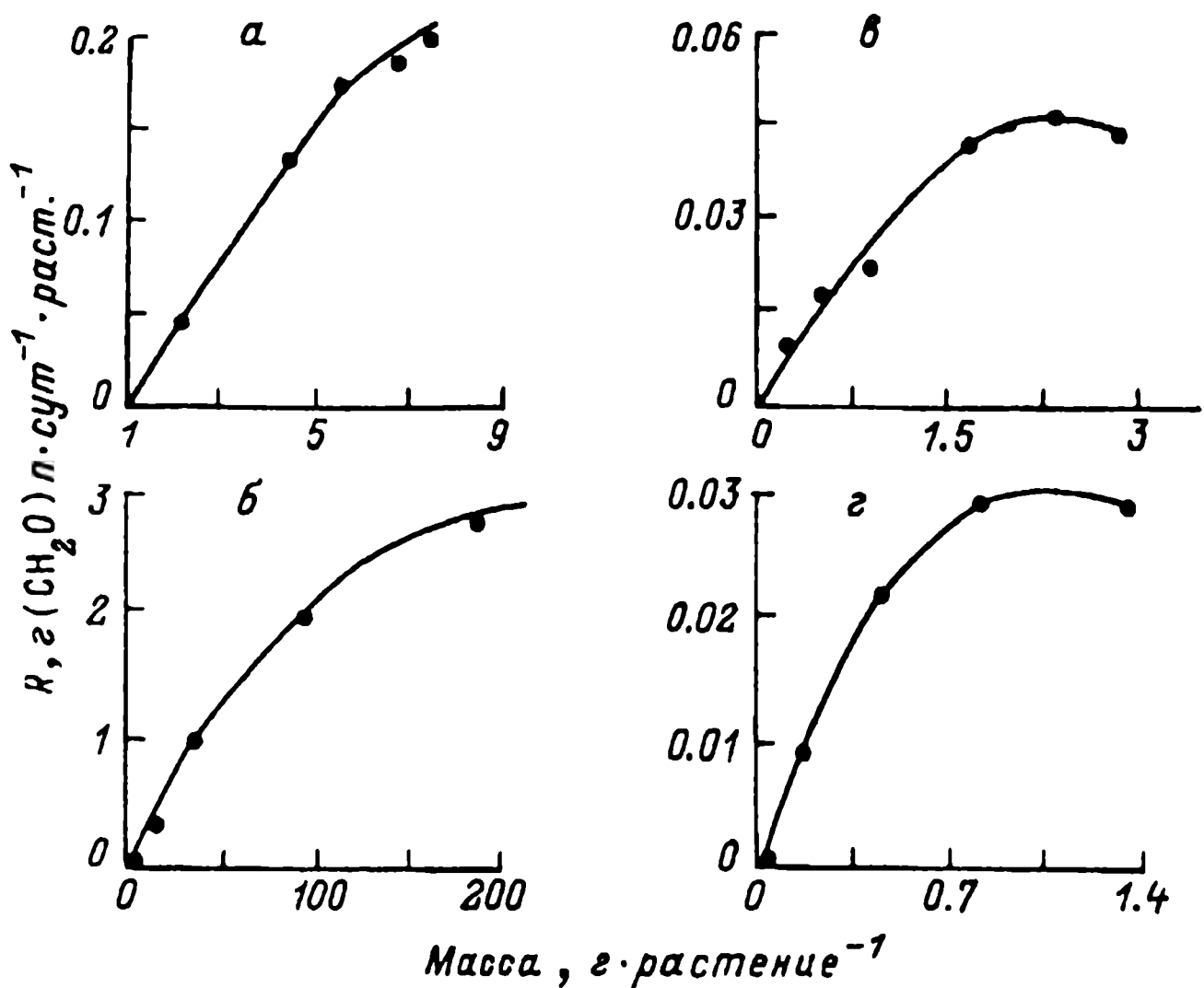


Рис. 43. Взаимосвязь дыхательных затрат с увеличением сухой биомассы растений *Trifolium pratense* (а), *Solanum tuberosum* (б), *Avena sativa* (в) и *Lolium multiflorum* (г).

Fig. 43. Changes of the respiration loses (g $\text{CH}_2\text{O}/\text{d}$ per plant) with the dry biomass increasing for *Trifolium pratense* (a), *Solanum tuberosum* (б), *Avena sativa* (в) and *Lolium multiflorum* (г).

Определения дыхательной цены образования и функциональной активности морфоструктур видов культурных растений представляют большой интерес для селекции сортов с оптимальным сочетанием признаков устойчивости и продуктивности. Важнейшим морфофизиологическим признаком культурных растений является сильное развитие хозяйственно ценных органов. Например, у пшеницы размер зерен увеличился в 3 раза, у фасоли — в 8 раз по сравнению с дикими предками (Evans, 1975). Крупные семена явились не только предпосылкой увеличения сборов урожая, но и важным адаптивным свойством культурных растений. Повышение содержания запасных веществ в семени обеспечивает лучшее питание зародыша, более быстрый рост проростков, преимущества в конкуренции с сорняками.

Увеличение в эволюции культурных растений размеров хозяйственно ценных органов сопровождалось изменением их химического состава. Семена, плоды, запасающие органы современных сортов по сравнению с предками содержат больше белков, крахмала, масел, сахаров. Например, сахаристость сахарной свеклы за последние 100 лет возросла от 6 до 21 %, а крахмалистость некоторых сортов картофеля достигла 22—25 % от сырой массы (Вечер, Гончарик, 1973).

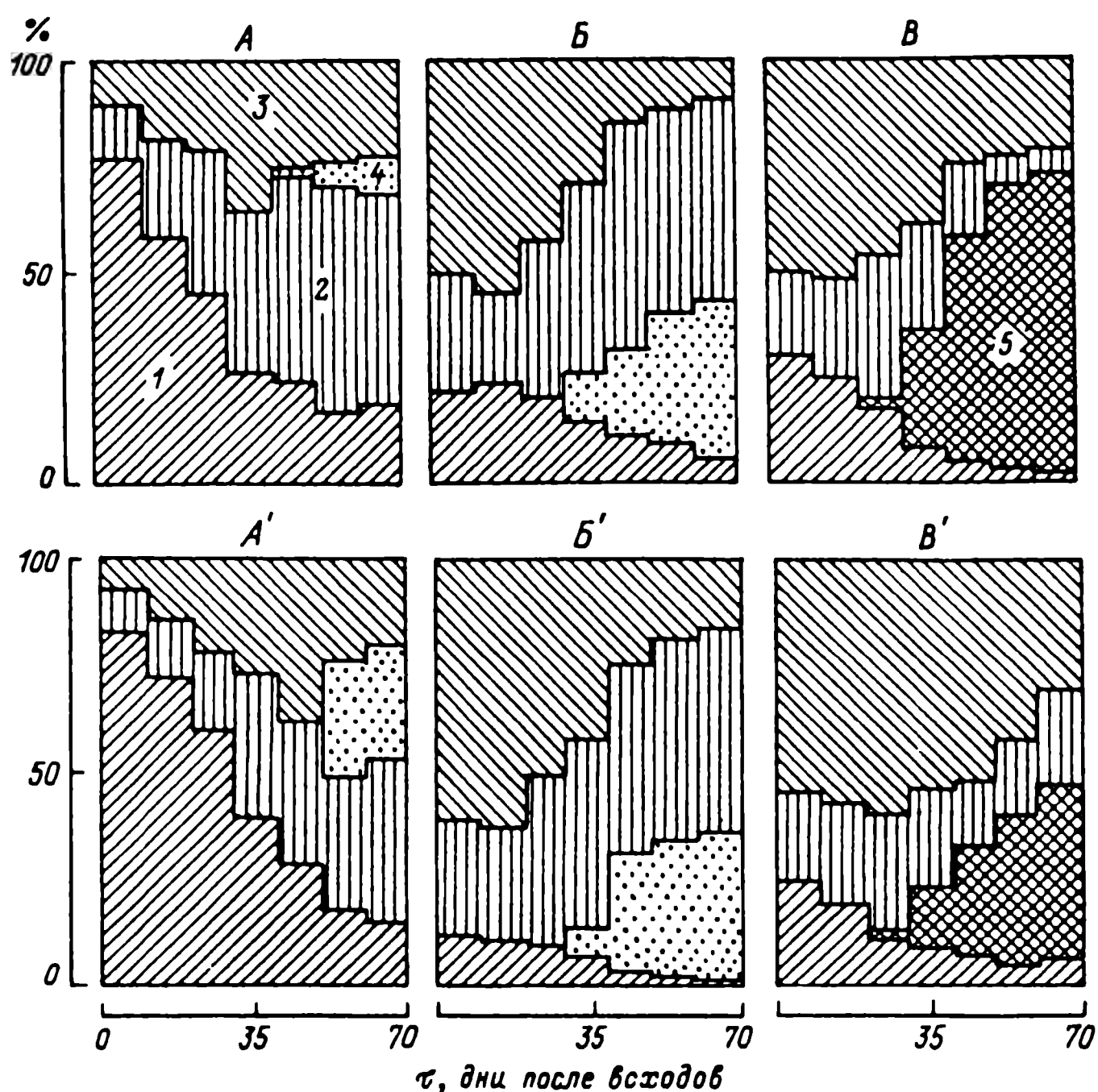


Рис. 44. Доля органов в сухой биомассе целых растений *Trifolium pratense* (A), *Avena sativa* (Б) и *Solanum tuberosum* (B). Вклад органов в дыхание целых растений (A'—B').

1 — корни, 2 — стебли, 3 — листья, 4 — генеративные органы, 5 — клубни.

Fig. 44. The part of organs in the dry biomass of *Trifolium pratense* (A), *Avena sativa* (Б) and *Solanum tuberosum* whole plants (B). Contribution of organs into respiration of whole plants (A'—B').

1 — roots, 2 — stems, 3 — leaves, 4 — reproductive organs, 5 — tubers.

Повышение емкости запасующих органов сопровождалось увеличением транспорта ассимилятов к ним, что, в свою очередь, могло по принципу обратной связи стимулировать не только фотосинтетическую функцию (за счет увеличения листовой поверхности и/или фотосинтеза единицы листовой поверхности), но и дыхательные траты.

Представления о дыхательных тратах видов культурных растений, отличающихся по морфофизиологическим характеристикам донорно-акцепторной системы, дают рисунки 43 и 44. Дыхание целого растения увеличивалось по мере накопления биомассы нелинейно (рис. 43). У молодых растений ежедневно окислению подвергалось количество субстрата, равное 5—8 % от сухой биомассы, у зрелых растений траты не превышали 1.5—2.5 % от сухой биомассы.

По абсолютным тратам дыхательного субстрата растения картофеля превосходили на 1—2 порядка растения клевера красного и однолетних злаков. Однако в период максимального накопления биомассы величина R/W у картофеля была в 1.5—2 раза ниже, чем у других культур.

Далее рассмотрим вклад производящих и потребляющих ассимиляты органов в дыхание целого растения (рис. 44). У молодых растений клевера красного второго года жизни подавляющая часть дыхательных трат (70—80 %) была представлена дыханием мощной корневой системы. С ростом надземной массы вклад корней в дыхание целого растения снижался. В период максимального развития побегов доля дыхания корней не превышала 20 %. В целом за вегетационный период затраты субстрата на дыхание корневой системы клевера были сопоставимы с затратами его надземной части. Дыхание донорных листьев составляло 25—30 % от дыхания целого растения.

У однолетних культур доля корней в дыхании целого растения была гораздо меньше. У молодых растений овса она составляла 15, картофеля — 25 %. К концу вегетации доля корней овса снижалась до 2—3, картофеля — до 5—7 %.

В дыхании надземной части картофеля доминировали листья. В течение значительной части вегетационного периода их доля в дыхании целого растения превышала 50 %. Это объясняется сравнительно высокой скоростью дыхания донорных листьев ($2—3 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$). Кроме того, их масса продолжала расти вплоть до конца вегетационного периода. С началом клубнеобразования быстро нарастала масса клубней, достигая к уборке 80 % от массы куста картофеля. Вклад клубней в выделение CO_2 целого растения был сравнительно невелик (30—40 %), что обусловлено их низкой дыхательной способностью ($0.5 \text{ мг CO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$).

У овса вклад листовых пластинок был высоким до фазы колошения (40—50 %). После колошения—цветения доля листьев в дыхании целого растения быстро уменьшалась, а доля стеблей (с влагалищами листьев) и метелок возрастала. Интересно отметить, что вклад метелок определялся их интенсивным дыханием, а стеблей, дыхание которых быстро падало в онтогенезе, — их значительной долей в общей биомассе (Головко, 1985а).

Полученные данные показывают, что культуры могут заметно различаться по вкладу отдельных элементов донорно-акцепторной системы в дыхание целого растения. У многолетних видов (клевер красный) доминируют органы, потребляющие ассимиляты. У однолетних выше вклад органов, поставляющих ассимиляты. Несмотря на значительную массу, вклад в дыхание специализированных органов запаса (клубни) сравнительно невелик.

Дыхание, которое выступает как метаболический акцептор углерода, по всей видимости, играет важную роль в формировании «запроса» тех или иных тканей (органов) на ассимиляты. W. Damish (1974) показал, что высокопродуктивные сорта пшеницы

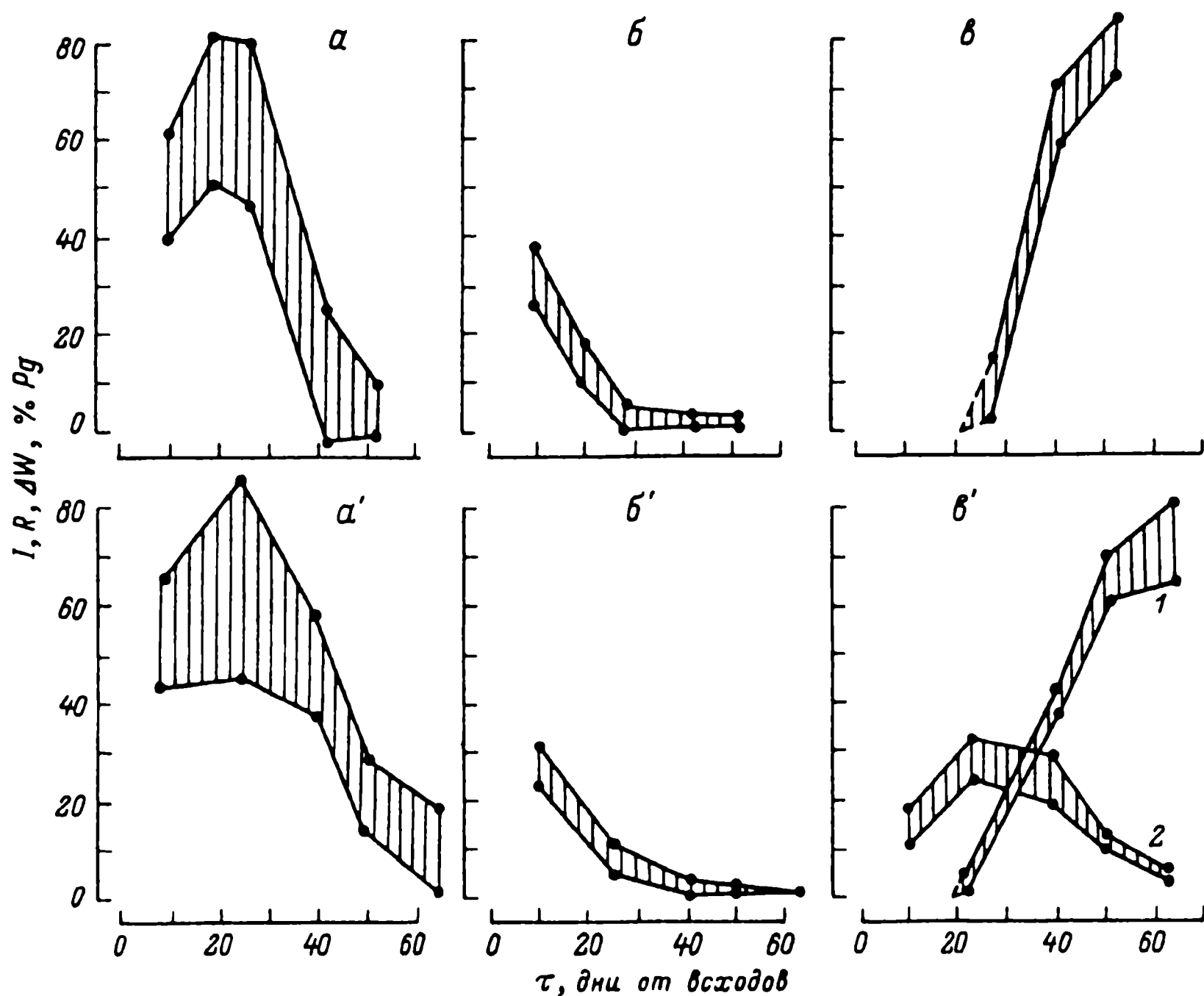


Рис. 45. Распределение ассимилятов по органам и затраты на дыхание в онтогенезе *Solanum tuberosum* сорта Приекульский ранний.

а, б, в — надземная часть, корни + подземная часть стеблей и клубни соответственно (по данным 1981 г.); а'—в' — то же (по данным 1982 г.), в' — приведены также стебли (2). Верхняя кривая (1) показывает долю ассимилятов отgross-фотосинтеза (P_g), распределяемых в соответствующие органы; нижняя — долю ассимилятов, включаемых в биомассу (W). Заштрихована область, соответствующая дыхательным затратам (R).

Fig. 45. Onthogenetic changes of assimilate allocation and respiration losses of *Solanum tuberosum*.

Aboveground part (а), roots + underground part of stems (б) and tubers (в), according to the data of 1981; а'—в' — the same, according to the data of 1982, also stems included (2). The upper curve (1) demonstrates the part of assimilates in grossphotosynthesis (P_g), distributed among respective organs; the lower one — the part of assimilates included into the biomass (W). Assimilates for respiration (R) are shown as shaded area.

отличались интенсивным дыханием колосьев. По данным Е. Nalborčzyk с соавт. (1981), короткостебельные сорта пшеницы имели более высокую скорость дыхания в период налива зерна и быстрее использовали продукты фотосинтеза на образование хозяйственно ценной биомассы.

Учет дыхательных трат разных органов позволяет исследовать истинное распределение ассимилятов в растении и сопоставить их по аттрагирующей способности. На рис. 45 показаны результаты

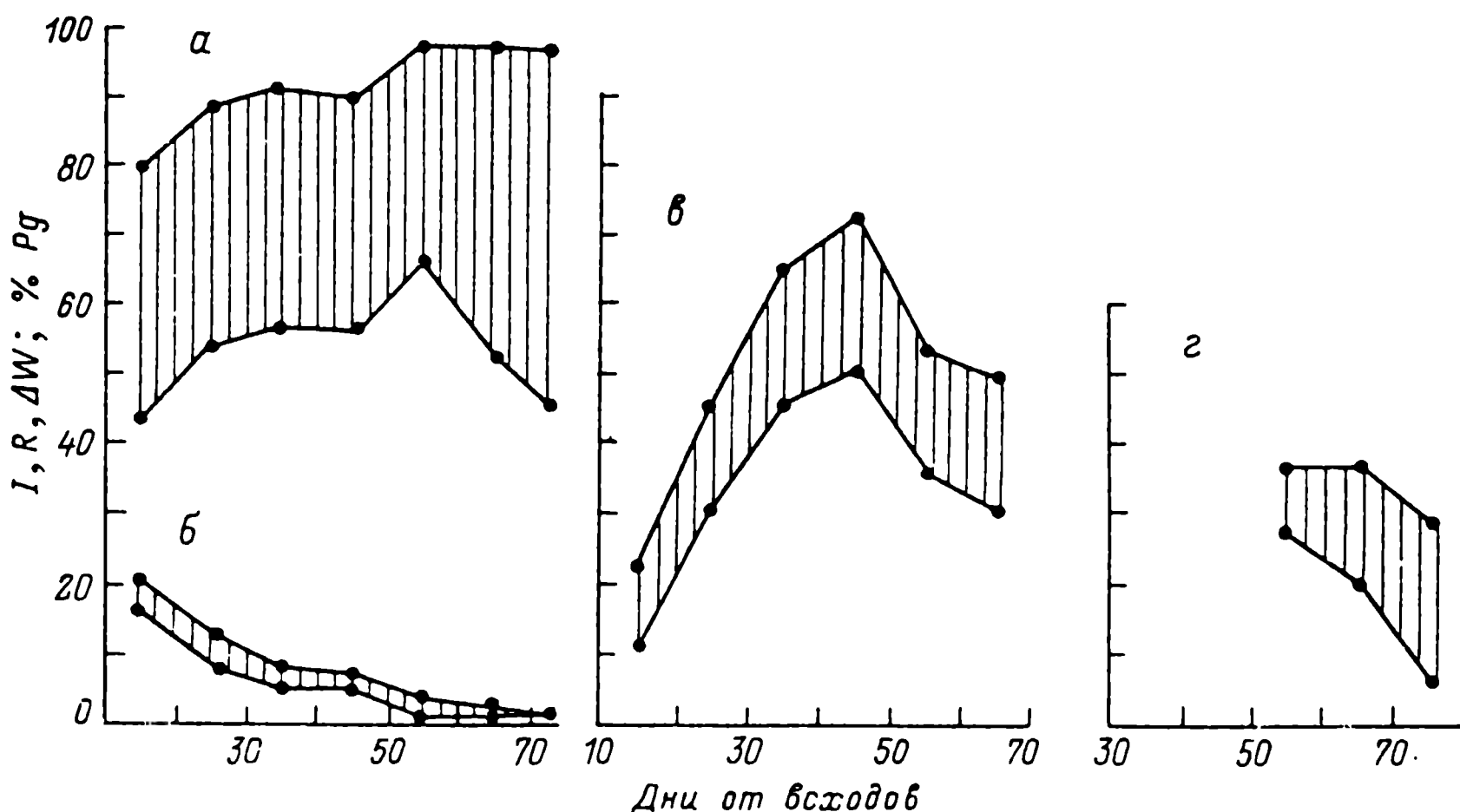


Рис. 46. Распределение ассимилятов по органам и затраты на дыхание в онтогенезе *Avena sativa* сорта Надежный.

а — надземная часть, б — корни, в — стебли + влагалища листьев, г — репродуктивные органы. Обозначения I, Pg, W, R такие же, как на рис. 45.

Fig. 46. Ontogenetic changes of assimilate allocation and respiration losses of *Avena sativa*.

Aboveground part (а), roots (б), stems + leaf sheath (в), reproductive organs (г). All the rest as in fig. 45.

такого анализа для растений картофеля. В начале вегетации примерно 70 % всего ассимилированного углерода (Pg) оставалось в надземной части растений. При этом около половины его потреблялось в качестве дыхательного субстрата. В корни транслоцировалось до 30 % продуктов фотосинтеза, из которых 8—10 % окислялось в процессе дыхания. Во второй половине вегетации подавляющая часть поставляемых в корни ассимилятов окислялась при дыхании.

С началом клубнеобразования характер распределения и использования ассимилятов сильно менялся. Быстро сокращалось относительное количество продуктов фотосинтеза, распределяемых в надземную часть. В период налива клубней надземные органы потребляли менее 20 % всех субстратов. Большая их часть использовалась на дыхание, связанное с процессами поддержания функциональной целостности и активности донорных листьев. Основная масса ассимилятов транспортировалась в клубни, где запасалась в форме крахмала. К концу вегетационного периода в клубни поступало 80—90 % всех ассимилятов. При этом на дыхание клубней потреблялось лишь 10—15 % субстрата.

Если у картофеля большая часть ассимилятов, распределяемых в надземную часть, использовалась на рост и дыхание листьев, то у овса доминировали стебли (с влагалищами листьев) (рис. 46). К

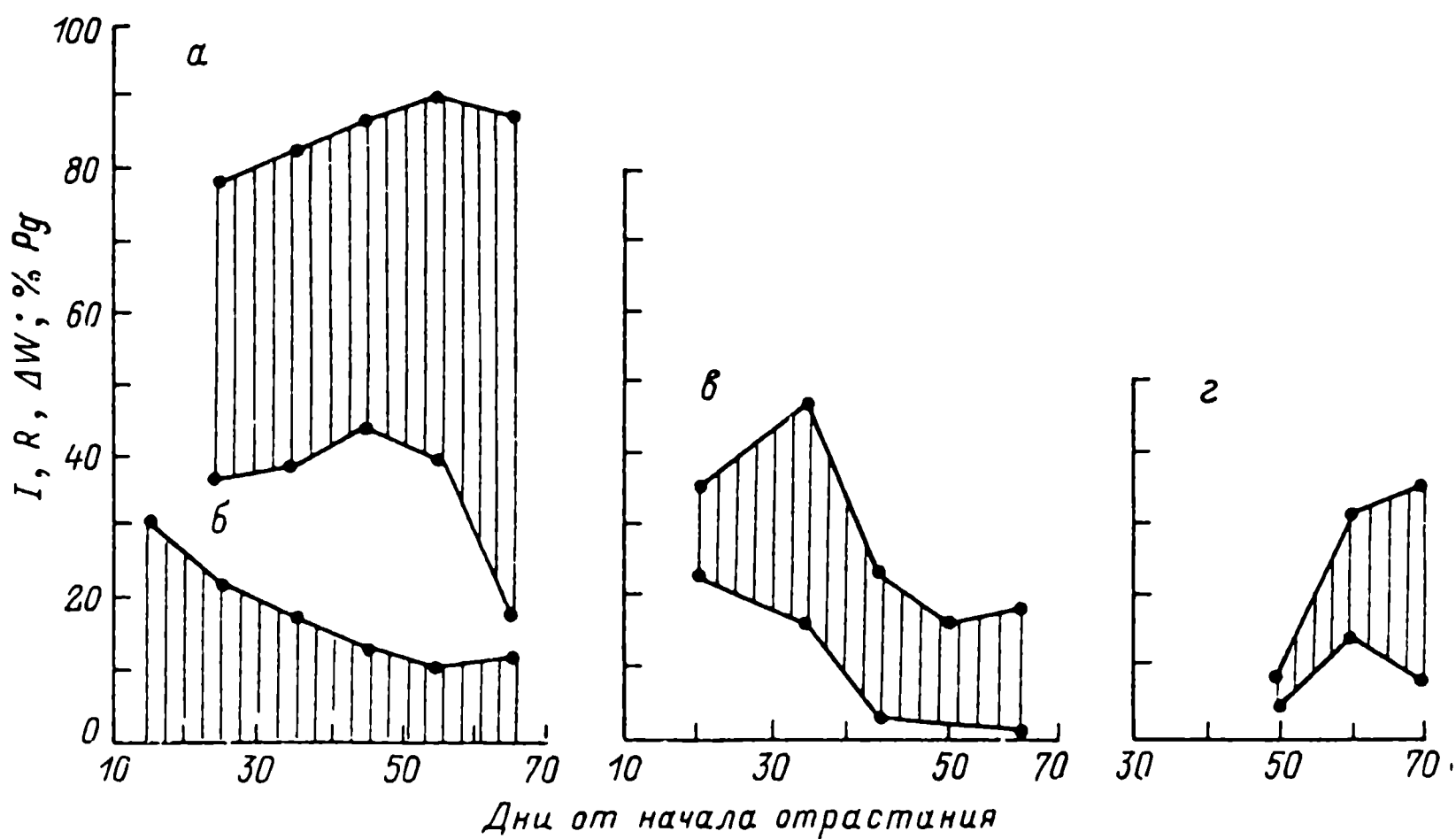


Рис. 47. Распределение ассимилятов по органам и затраты на дыхание в онтогенезе *Trifolium pratense* второго года жизни.

a — надземная часть, *б* — корни, *в* — листья, *г* — репродуктивные органы. Обозначения *I*, *Pg*, *W*, *R* такие же, как на рис. 45.

Fig. 47. Onthogenetic changes of assimilate allocation and respiration losses of *Trifolium pratense* second-year plants.

Aboveground part (*a*), roots (*б*), leaves (*в*), reproductive organs (*г*). All the rest as in fig. 45.

началу генеративного развития в стебли поступало до 70 % ассимилятов и около 1/3 их использовалось в качестве дыхательного субстрата. Стебли характеризовались сравнительно высокой аттрагирующей способностью и после выметания метелок. В них распределялось до 50 % всех ассимилятов. В период от цветения до фазы молочно-восковой спелости семян существенная часть продуктов фотосинтеза транслоцировалась в метелки. Величина отношения дыхательных трат к количеству аттрагированного метелками субстрата возрастала от 25 до 70 %. Сравнительно низкой аттрагирующей способностью отличались корни овса. До выметания метелки в них поступало 10—15 % всех ассимилятов. После цветения, когда рост и поглотительная способность корневых систем у злаков обычно снижаются, в подземную часть овса распределялось только 3 % ассимилированного углерода.

Совершенно особый тип распределения ассимилятов обнаружен у клевера красного второго года жизни (рис. 47). Несмотря на то что прирост биомассы корней практически отсутствовал, на протяжении всего периода вегетации в подземную часть распределялось значительное количество продуктов фотосинтеза. Эти ассимиляты использовались преимущественно для обеспечения процессов, связанных с поддержанием функциональной активности корней, и

возмещения отмерших частей. Среди органов надземной части в качестве акцептора ассимилятов доминировали стебли и черешки листьев. В них распределялось 40—45 % ассимилированного за сутки углерода. К цветению резко снижалось распределение продуктов фотосинтеза в листья. Что касается репродуктивных органов, то в них поступало 25—30 % ассимилятов.

Японские исследователи (Tanaka, Osaki, 1983) провели сравнительное изучение роста и распределения ассимилятов у разных культур, используя для этой цели меченый углерод. Они пришли к выводу, что высокая продуктивность кукурузы, сахарной свеклы и картофеля обусловлена различными причинами. У кукурузы выше интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу площади листьев. Листья сахарной свеклы долго растут и сохраняют высокую фотосинтетическую активность. Картофель отличается высокой аттрагирующей способностью органов запаса — клубней. К этому следует добавить, что и затраты на дыхание клубней сравнительно невелики. В период массового налива они составляют не более 10—15 % от количества ассимилятов, транспортированных в клубни.

Возвращаясь к вопросу о вкладе дыхания в формирование «запроса» акцептирующих органов на ассимиляты, необходимо отметить следующее. По способности ориентировать на себя поток ассимилятов, концентрировать и трансформировать их в процессах метаболизма и морфогенеза А. Т. Мокроносов (1981) выделил 3 основных типа аттрагирующих центров: ростовые (меристемы и зоны морфогенеза, связанные с активными ростовыми процессами), запасающие (центры синтеза и отложения в запас органических соединений — плоды, семена, клубни и т. п.) и метаболитные (зоны, где происходит интенсивный метаболизм, сопряженный с поглощением веществ и вторичным обменом).

Дыхание участвует в формировании «запроса» на ассимиляты всех трех типов акцепторов, но в разной мере. Наши данные показывают, что наиболее существен этот вклад в ростовых зонах, где количество C_2 , используемого на дыхание роста, может достигать 40—50 % от количества C_2 , включенного в структурную биомассу.

В зонах вторичного метаболизма поступившие ассимиляты используются для синтеза продуктов специализированного обмена (гормоны, витамины, терпеноиды и т. п.). Дыхательная цена их биосинтеза сопоставима, а в ряде случаев превышает таковую для синтеза компонентов структурной биомассы (Lambers, Rychter, 1989). Однако вклад дыхания в формирование аттрагирующей силы центров вторичного биосинтеза, по всей видимости, ниже, чем у ростовых, поскольку количество конечных продуктов специализированного обмена существенно ниже, чем основного обмена.

Запасающие органы, как правило, отличаются большой аттрагирующей емкостью. Наши данные показали, что в специализированные органы запаса картофеля (клубни) распределяется до 90 % продуктов фотосинтеза. При этом на дыхание клубней используется не более 15 % всех транспортированных в эти органы

ассимилятов, т. е. в относительных единицах вклад дыхания в формирование «запроса» на ассимилянты сравнительно невелик. В абсолютном выражении, с учетом $K_{\text{ХОЗ}}$ картофеля, он оказывается более весомым.

Донорно-акцепторная концепция в своем классическом виде не учитывает «запроса» на ассимилянты завершивших рост частей растений, которым необходима энергия и метаболиты для поддержания жизнедеятельности и обновления деградирующих структур. Аттрагирующая способность, а следовательно, «запрос» на ассимилянты таких тканей и органов целиком и полностью обусловлены дыханием, которое функционирует как метаболический акцептор углерода. В иерархической системе потребности процессов поддержания являются доминирующими.

6.2. Дыхание и реутилизация фондов запасных ассимилятов в травянистых растениях

Способность временно депонировать и реутилизировать углерод в соответствии с эпигенетической программой и внешними условиями является одним из фундаментальных свойств ДАС растений (Мокроносов, Гавриленко, 1992). За счет реутилизации резервов из стебля у зерновых злаков, например, может формироваться до 50 % массы зерна (Evans et al., 1975; Кумаков и др., 1991). У травянистых многолетников реутилизация запасов подземной части обеспечивает быстрое отрастание и формирование листовой поверхности в ранневесенний период. Важную роль играют процессы реутилизации резервов для восстановления травостоя кормовых трав, периодически подвергающихся дефолиации путем стравливания или скашивания.

Феноменология процессов перераспределения и реутилизации ассимилятов описана достаточно полно для многих видов культур. Однако количественные аспекты разработаны слабо, особенно это касается участия дыхания. Этому вопросу уделялось особое внимание, когда в долгосрочных экспериментах нами исследовались поглощение, распределение, запасание и реутилизация фотосинтетически ассимилированного ^{14}C у однолетних (*Lolium multiflorum* Lam.) (Головко, Табаленкова, 1994) и многолетних (*Poa pratensis* L., *Alopecurus pratensis* L.) кормовых трав (Назаров, Головко, 1982).

Многолетние травы характеризуются развитой корневой системой, которая играет важную роль в запасании углерода. Особенно выражены эти процессы в осенний период, когда в подземную часть растений транспортировалось свыше 30 % ассимилированного С (рис. 48). Во время весеннего отрастания происходила быстрая мобилизация запасных отложений (до 40 %) из подземной части (корни и корневища). Запасные фонды корней и корневищ использовались в процессах новообразования ассимиляционного аппарата

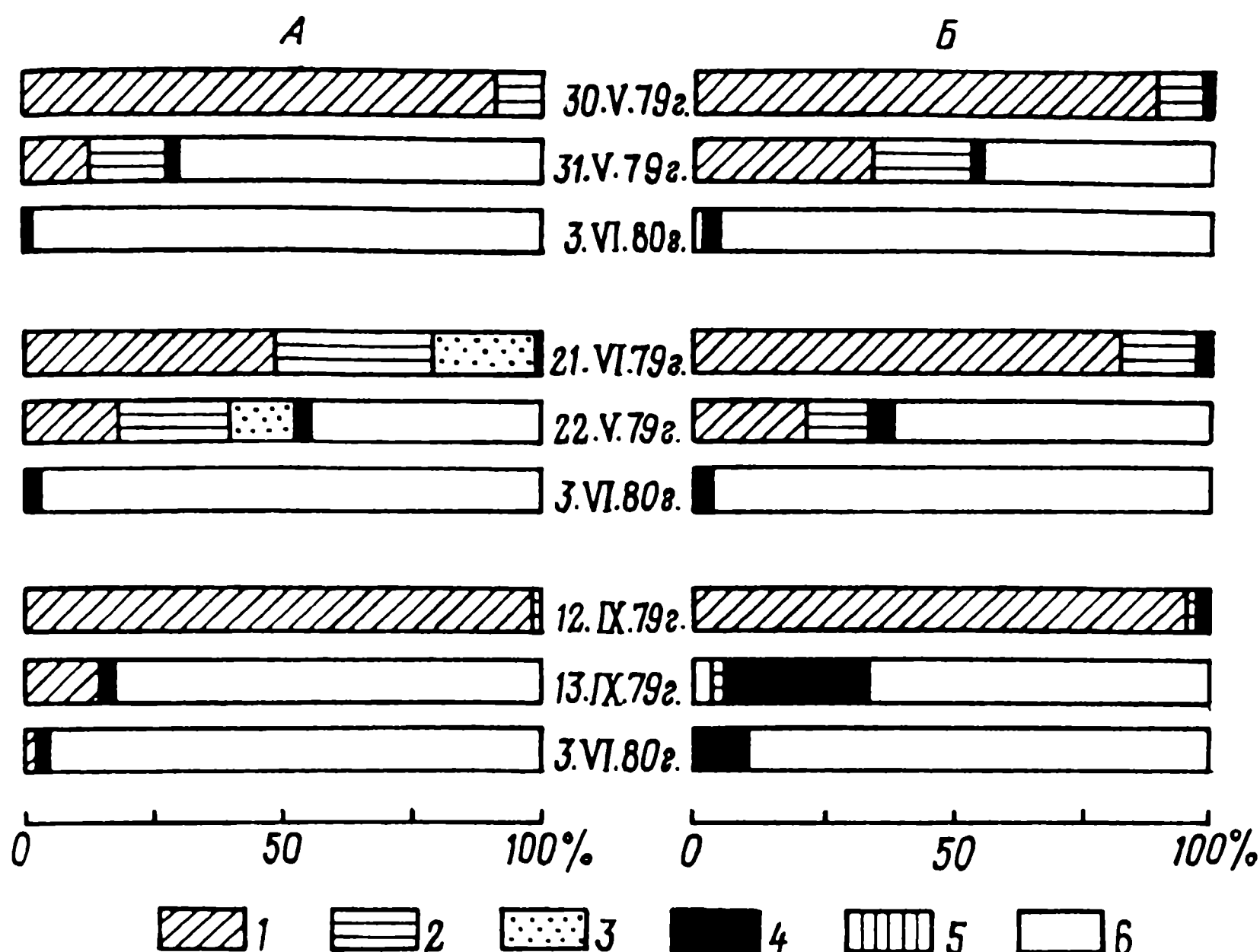


Рис. 48. Использование меченого углерода растениями *Poa pratensis* (А) и *Alopecurus pratensis* (Б) после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ в разные сроки вегетационного периода (30 мая, 21 июня и 12 сентября).

1 — листья, 2 — стебли + влагалища листьев, 3 — генеративные органы, 4 — надземная часть, 5 — подземная часть, 6 — убыль $^{14}\text{CO}_2$ из растений.

Fig. 48. Allocation of ^{14}C -assimilates in *Poa pratensis* (A) and *Alopecurus pratensis* (B) plants after photosynthesis of $^{14}\text{CO}_2$ in different date of the vegetative period (May, 30; June, 21; September, 12).

1 — leaves, 2 — stems + leaf sheathing, 3 — generative organs, 4 — aboveground part, 5 — underground part, 6 — ^{14}C discharge from the plants.

многолетних трав, особенно первых листьев травостоя (табл. 28). В них содержалось втрое больше метки, чем в последующих ярусах. В целом убыль С за период от ассимиляции CO_2 осенью до фазы колошения в следующем сезоне достигала 80 %. Хотя убыль метки и включала опад, подавляющую часть ее составляли дыхательные затраты, связанные с мобилизацией запасных веществ для возобновления роста многолетних злаков в ранневесенний период.

Характерной особенностью распределения С в однолетних травах является незначительное (менее 10 %) поступление С-ассимилатов в подземную часть (Головко, Табаленкова, 1994). Сразу после ассимиляции в верхних листьях *Lolium multiflorum* локализовалось свыше 50 % метки, в нижних листьях и листьях побегов кущения — 30, а в стеблях с влагалищами листьев — около 20 % от общего количества ^{14}C в растении. Через 19 ч после экспозиции

ТАБЛИЦА 28

Динамика удельной радиоактивности в растениях *Poa pratensis* (1) и *Alopecurus pratensis* (2) после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$, тыс. имп./мин 100 мг сухой массы

Часть растения	12.09.79		13.09.79		03.06.80		
	1	2	1	2	1	2	
						А	Б
Листья:							
нижние	9.00	12.90*	1.30	4.10*	0.20**	0.23	0.12
верхние	12.10	—	1.60	—	—	0.05	0.05
Стебли	0.55	1.50	0.60	1.90	—	0.10	0.06
Подземная часть	0.01	0.05	0.40	0.47	0.33	0.45	
Опад	—	—	—	—	—	0.60	

Примечание. * — все листья; ** — вся надземная часть. Прочерки в таблице означают, что определения не проводили. А, Б — вегетативные и генеративные побеги соответственно.

в листовых пластинках заключалось около 25 % содержащейся в растении метки.

При расчете содержащейся метки в процентах от первоначального ассимилированного растениями количества ^{14}C установлено, что в течение первых суток после экспозиции убыль метки составляла в среднем 20 % (и ее интенсивность была наибольшей в первые часы после экспозиции) (рис. 49). Более медленные потери метки продолжались в течение длительного периода. Относительная стабилизация уровня ^{14}C в растениях совпадала по времени с включением метки в структурную биомассу и/или долговременный запасной фонд.

При отрастании после дефолиации преимущественно использовался ^{14}C , запасенный в основании побегов. Он включался не только в биомассу новых стеблей и листьев, но и колосьев. Общее содержание ^{14}C в колосьях новых побегов превышало ^{14}C в листьях. Следовательно, рост листьев осуществлялся в основном за счет продуктов текущего фотосинтеза, тогда как для роста колосьев большую роль играли долговременные резервы ^{14}C . За период восстановления травостоя реутилизировалось 75 % долговременных запасов. Из них 30 % составили затраты на дыхание, связанные с мобилизацией и включением запасного ^{14}C в новый рост. Доля ^{14}C , потраченного на дыхание при перераспределении ранее депонированного ^{14}C на восстановление биомассы дефолированных растений, близка к дыхательным тратам интактных растений после ассимиляции ^{14}C .

Таким образом, двухфазная динамика убыли С из растений за счет дыхания обусловлена компартментацией С. Углерод, который депонировался в виде долговременных резервов, использовал-

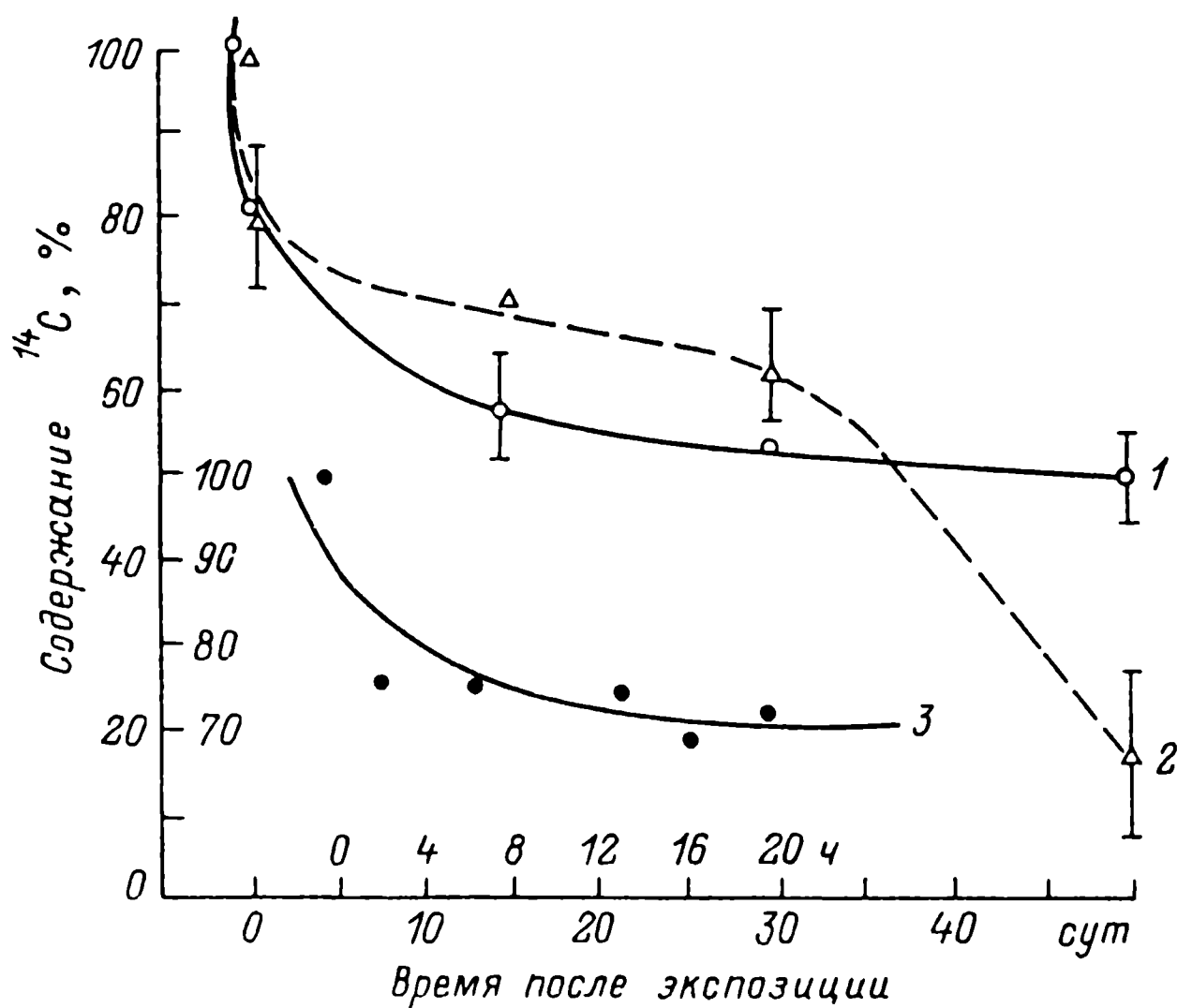


Рис. 49. Суточная и долговременная динамика количества ^{14}C в растениях *Lolium multiflorum* после ассимиляции ^{14}C в фазы кушения (1), колошения (2), трубкование—начало колошения (3).

Fig. 49. Daily and long-term dynamics of ^{14}C in *Lolium multiflorum* plants after assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ during tillering (1), earing (2), start of earing (3).

ся очень медленно у интактных растений, но быстро реутилизировался при отрастании после дефолиации или ранней весной. Существенная часть (до 30 %) свежих ассимилятов использовалась на дыхание в первые часы после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}\text{CO}_2$.

6.3. Связь эффективности роста со сменой донорно-акцепторных отношений в онтогенезе растений

Корни концепции эффективности роста уходят в микробиологию. Еще в 20-х годах F. Terroine и R. Wurmster (1922), изучая поглощение глюкозы мицелиями *Aspergillus niger*, обнаружили, что масса образовавшегося мицелия составила 45 % от массы использованных углеводов субстрата. Такая же потеря вещества была отмечена при прорастании семян (Terroine et al., 1924). Для характеристики соотношения массы образовавшегося проростка к массе запасных веществ семени авторы использовали коэффициент утилизации (табл. 29). Позже Н. Barnell (1937) употребил этот же термин, но включил в его определение дыхание, что придало показателю более глубокий физиологический смысл. Эффектив-

ТАБЛИЦА 29

Показатели эффективности образования биомассы

Показатель	Определение	Литературный источник
Коэффициент утилизации (utilization coefficient)	$\Delta W/W$	Terroine et al., 1924
Экономическое соотношение (economical ratio)	$\Delta W/W$	Midorikawa, 1959
Коэффициент утилизации (utilization coefficient)	$\Delta W/(\Delta W + R)$	Barnell, 1937
Коэффициент эффективности роста (growth efficiency coefficient)	$\Delta W/(\Delta W + R)$	Tanaka, 1972
Видимая эффективность роста (apparent growth efficiency)	$\Delta W/(\Delta W + R)$	Yamaguchi, 1978
Трансформационный фактор (transformation factor)	$\Delta W/(\Delta W + R_g)$	Monsi, 1960
Истинная продуктивность (true growth yield)	$\Delta W/(\Delta W + R_g)$	Pirt, 1975
Истинная эффективность роста (true growth efficiency)	$\Delta W/(\Delta W + R_g)$	Thorne, 1982

ность роста, таким образом, представляет собой отношение прироста биомассы к сумме прироста и затрат дыхательного субстрата.

Значительное развитие идеи эффективности роста получили в работах японских авторов (Tanaka, 1972; Yamaguchi, 1978), которые изучили зависимость коэффициента эффективности роста (КЭР, или Y) от дыхания. В сводке J. Yamaguchi (1978) представлены данные о величине КЭР у различных сельскохозяйственных культур, возделываемых большей частью в субтропической и тропической зонах (рис, кукуруза, фасоль, батат, просо). Значения КЭР варьировали в широких пределах (от 0.30 до 0.80), и у зрелых растений они были ниже, чем у молодых. А. Tanaka (1972) предполагал, что уменьшение эффективности роста в онтогенезе коррелирует со снижением в общем выделении CO_2 доли дыхания, связанного с ростовыми процессами.

Показатель «истинная эффективность роста» (Y_g) в отличие от общей эффективности роста (Y) дает представление о том, какое количество биомассы определенного состава можно синтезировать из единицы субстрата без учета затрат на процессы поддержания. По смыслу Y_g близка к показателю *истинной продуктивности*, который используется для описания роста бактериальной массы (Pirt, 1975).

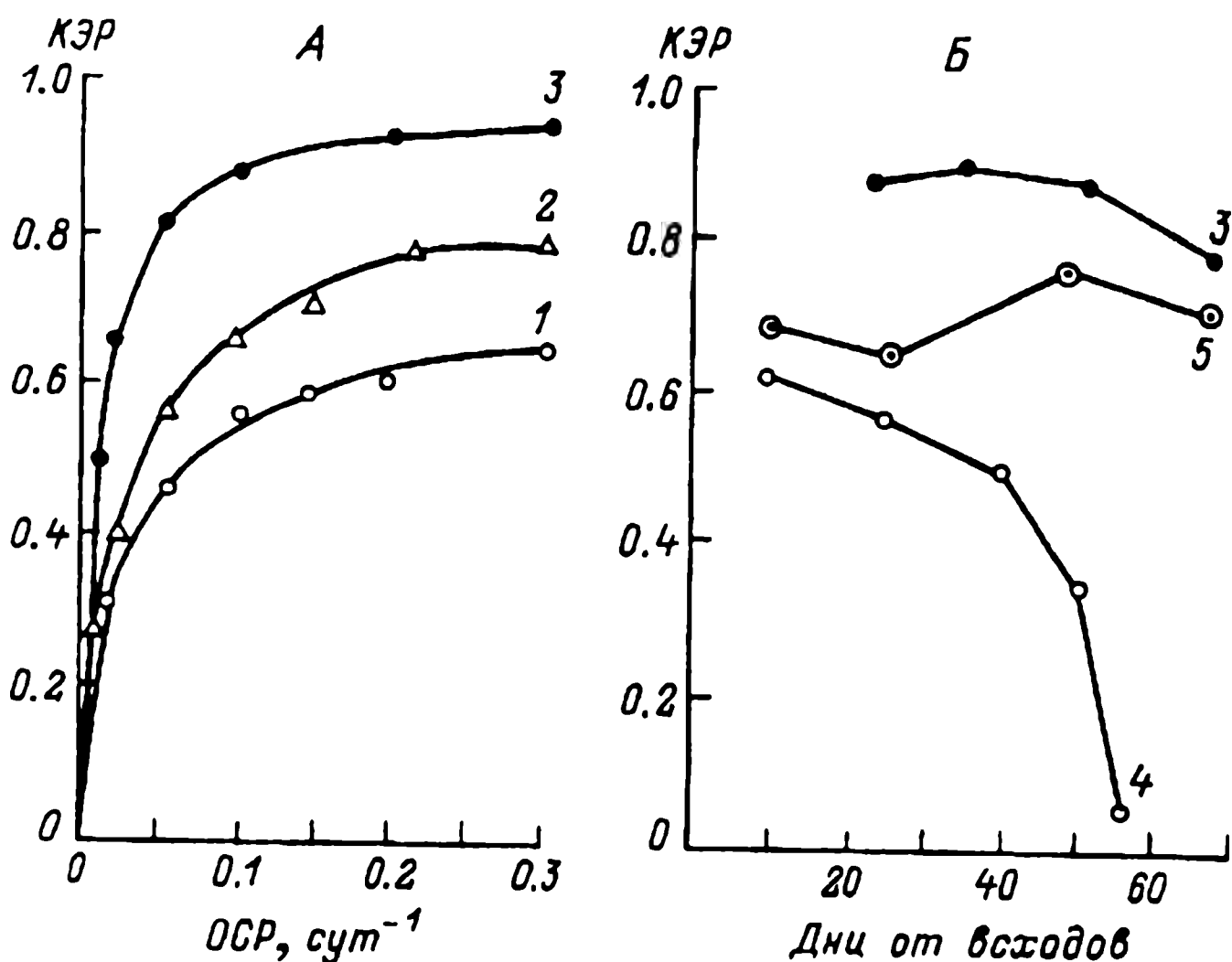


Рис. 50. Коэффициент эффективности роста (КЭР) как функция относительной скорости роста (ОСР) (А) и изменение КЭР в онтогенезе растений *Solanum tuberosum* (Б).

1 — листья, 2 — стебли, 3 — клубни, 4 — надземная часть, 5 — целое растение.

Fig. 50. Growth efficiency coefficient (GEC) as a function of the relative growth rate (RGR) (A) and ontogenetic changes of GEC of *Solanum tuberosum* (B).

1 — leaves, 2 — stems, 3 — tubers, 4 — aboveground part, 5 — whole plant.

М. Monsi (1960) одним из первых включил в определение эффективности роста конструктивное дыхание. *Трансформационный фактор* (табл. 29) служил для характеристики эффективности синтеза биомассы репродуктивных органов.

Мы проанализировали онтогенетические изменения коэффициента эффективности роста отдельных органов и целых растений, чтобы выявить связь со сменой донорно-акцепторных отношений (Головко, 1984, 1988, 1993). Данные, приведенные на рисунках 50 и 51, показывают, что органы растений имели разную эффективность роста. Наиболее низкой величиной КЭР отличались листья. Уже через 3 недели после появления всходов КЭР листьев составлял 0.5. Это означает, что затраты углерода на дыхание были равны затратам углерода на рост листьев. С переходом к донорной функции эффективность роста листьев быстро падала.

Стебли превышали листья по эффективности роста. В онтогенезе растений величина КЭР стеблей снижалась, но не столь значительно, как у листьев. Рост массы стеблей с переходом растений к генеративному развитию продолжался в основном за счет накопления неструктурных углеводов. Это и обусловило сравнительно высокую эффективность роста стеблей во вторую половину

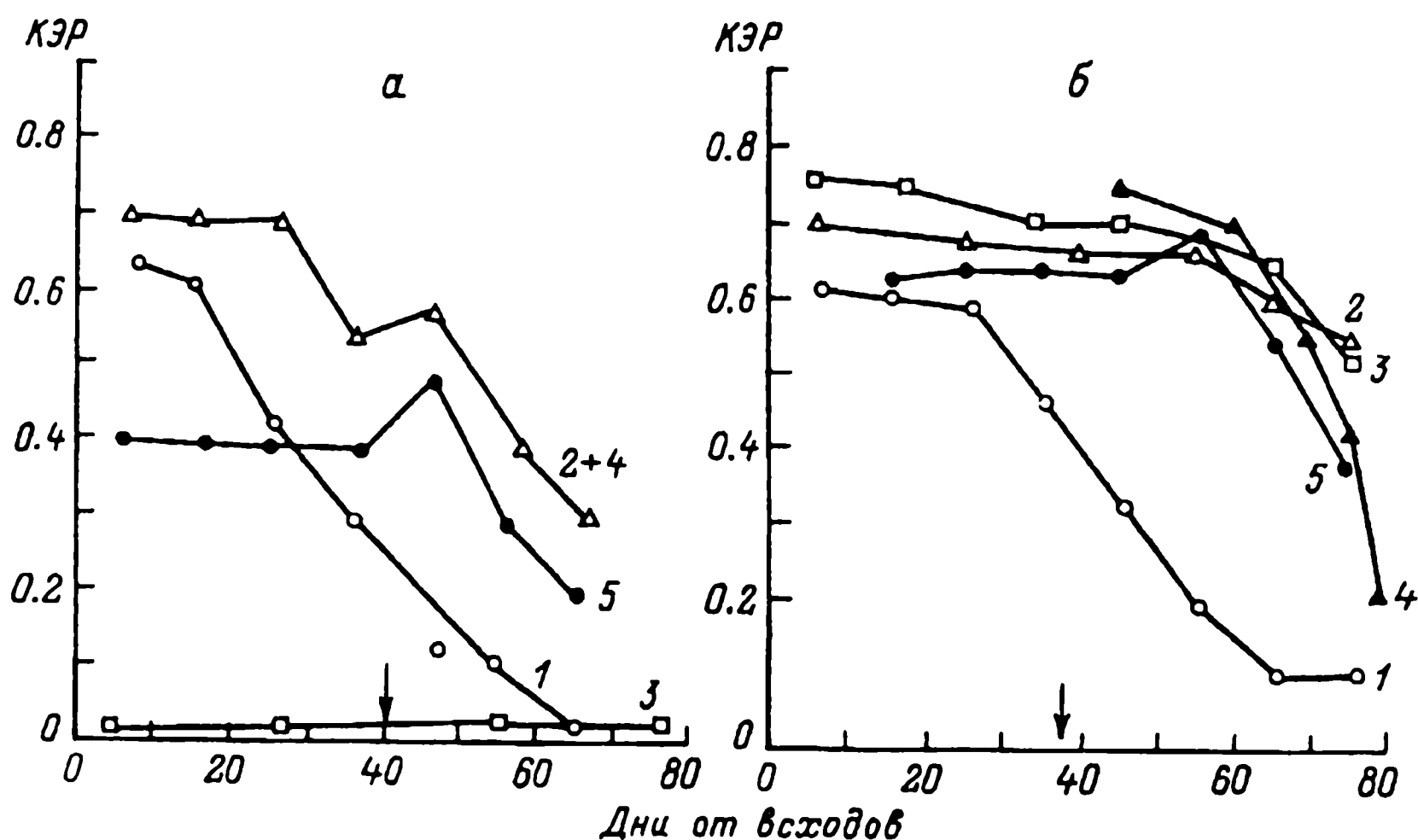


Рис. 51. Динамика величины коэффициента эффективности роста в онтогенезе растений *Trifolium pratense* (а) и *Avena sativa* (б).

1 — листья, 2 — стебли, 3 — корни, 4 — репродуктивные органы, 5 — целые растения.

Fig. 51. Dynamics of the growth efficiency coefficient value in the ontogenesis of *Trifolium pratense* (a) and *Avena sativa* (б).

1 — leaves, 2 — stems, 3 — roots, 4 — reproductive organs, 5 — whole plants.

вегетационного периода. Корни овса незначительно превышали стебли по величине КЭР (см. рис. 53). В отличие от овса корни клевера красного характеризовались очень низкой эффективностью роста, поскольку поставляемые в подземную часть ассимиляты в основном потреблялись на дыхание. В результате высокого соотношения корни : побеги целые растения клевера также имели более низкую эффективность роста, чем растения овса. Эффективность роста овса в значительной мере зависела от стеблей, доля которых в общей биомассе достигала 60 %. Появление репродуктивных органов несколько повышало эффективность роста растений. Однако этот подъем был непродолжительным.

Представляет интерес специальное рассмотрение вопроса, как влияет формирование специализированных органов запаса на эффективность роста целых растений. Исследования, проведенные на картофеле (Головко, 1984, 1990б), выявили, что клубни значительно отличались от других органов по величине коэффициента эффективности роста. Они превышали по этому показателю листья и стебли на 35 и 20 % соответственно. Анализ взаимосвязи КЭР с относительной скоростью роста показал, что быстрое снижение эффективности роста клубней начинается при более низкой скорости роста, чем у листьев и стеблей. Из данных, приведенных на рис. 50, Б, видно, что формирование клубней не только компенси-

ТАБЛИЦА 30

Состав сухой биомассы и эффективность роста различных органов растения картофеля (сорт Приекульский ранний)

Орган растения	Содержание, г · г ⁻¹		Эффективность роста, г · г ⁻¹	
	углеводов	протеина	истинная, Y _g	общая, Y
Листья	0.030	0.230	0.69	0.60
Стебли	0.060	0.115	0.80	0.70
Подземная часть стеблей + корни	0.015	0.100	0.85	0.75
Клубни:				
мелкие	0.410	0.065	0.96	0.90
крупные	0.580	0.045	0.96	0.90

Примечание. Данные по содержанию углеводов и протеина (азот белка 6.25) приводятся для периода интенсивного налива клубней (конец июля—начало августа), остальные показатели представлены средними за вегетационный период значениями.

рует снижение эффективности роста побегов, но и приводит к увеличению эффективности роста целого растения.

При расчете общей эффективности роста учитываются затраты на дыхание роста и поддержания. Чтобы оценить, какое количество биомассы определенного состава можно синтезировать из единицы субстрата без учета затрат на процессы поддержания уже существующей биомассы, используют показатель истинной эффективности роста (Thornley, 1976). Мы сопоставили органы картофеля по величине истинной эффективности роста (табл. 30). Клубни, биомасса которых почти на 60 % состояла из крахмала и содержала мало протеина, отличались наибольшей истинной эффективностью роста. Это обусловлено тем, что энергетическая стоимость синтеза крахмала более чем вдвое ниже по сравнению с синтезом белка. Создание и поддержание фотосинтетического аппарата, выполняющего донорную функцию, требует значительно больших затрат на дыхание, чем формирование специализированных органов, аттрагирующих ассимиляты и запасующих их в форме неструктурных углеводов.

В литературе очень мало экспериментальных данных, позволяющих связать онтогенетические изменения эффективности роста со сменой донорно-акцепторных отношений в растениях. Ранее предполагалось, что величина КЭР должна снижаться с возрастом вследствие повышения доли дыхания поддержания в общем дыхании растений по мере увеличения их массы (Tanaka, 1972). J. Yaguchi (1978) показал это для отдельных органов риса, кукурузы и фасоли. По приведенным в этой работе данным, эффективность

роста репродуктивных органов кукурузы, риса и фасоли равнялась 0.72, 0.70, 0.46, тогда как для целых растений составляла 0.62, 0.55 и 0.43 соответственно.

Учитывая связь эффективности роста с дыханием, можно предположить, что изменения коэффициентов дыхания в онтогенезе растений будут отражаться и на величине эффективности роста.

К. J. McCree (1988) исследовал на модели чувствительность эффективности роста и продуктивности сорго к онтогенетическим изменениям коэффициентов дыхания. Принималось во внимание, что органы отличались по величине истинной эффективности роста и коэффициенту дыхания поддержания. В модели высокие значения истинной эффективности роста и низкие значения коэффициента дыхания поддержания придавались солоmine и метелке. Эти органы состоят в основном из структурной и запасной тканей, тогда как листья содержат наибольшее количество метаболически активной ткани. Одной из причин отличия соломины и метелки от листьев по величине коэффициентов дыхания является не только низкая концентрация белка, но и то, что меньшая часть белка имеет высокую скорость оборота. Белки семян могут синтезироваться из готовых аминокислот, образующихся в листьях при реутилизации белкового азота. Эти факты послужили основанием принять истинную эффективность роста соломины и метелки проса равной 0.76, что на 18 % выше, чем у листьев и корней. Следует отметить, что в наших опытах такую же величину эффективности роста имели метелки овса при их появлении, когда подавляющая часть дыхания связана с ростом.

В результате моделирования получено, что величина КЭР целых растений сорго была почти постоянна в течение вегетации и составляла примерно $0.60 \text{ г С г}^{-1} \text{ С}$, независимо от онтогенетического дрейфа коэффициентов дыхания. Увеличение затрат субстрата на дыхание поддержания с переходом растений к репродуктивному развитию частично компенсировалось снижением дыхательных затрат на биосинтезы, так как увеличение массы соломины и метелки осуществлялось с более высокой эффективностью роста, чем формирование листовой поверхности растений.

В табл. 31 собраны имеющиеся в литературе данные о величине КЭР культурных растений умеренной зоны. Таких данных немного и они довольно противоречивы. Можно отметить лишь наиболее общие тенденции: в течение вегетации величина КЭР снижалась в среднем от 0.65 до 0.30, а в среднем за вегетацию она равнялась 0.4—0.5. Это означает, что около половины ассимилированного растениями углерода использовалось на дыхание. Что касается различий между культурами по эффективности роста, то варьирование представленных в табл. 31 данных (довольно сильное даже для одного и того же вида) не позволяет провести такое сопоставление корректно.

Наши результаты показали, что величина эффективности роста определяется морфофункциональной организацией донорно-ак-

ТАБЛИЦА 31

Коэффициент эффективности роста (КЭР) некоторых видов культурных растений

Растение	КЭР	Возраст, фаза	Литературный источник
Пшеница	0.52	До колошения	King, Evans, 1967
	0.60	3—5 недель	Sawada, 1970
	0.55—0.79	В течение вегетации	Pearman et al., 1981
	0.50—0.60	То же	Наумов, 1988
	0.60	Кущение	Березин, 1986
	0.40	Цветение	Тот же
	0.40	12 недель	Osman, 1971a
Ячмень	0.60	Всходы	Winzeler et al., 1976
	0.52—0.13	В течение вегетации	Biscoe et al., 1975
	0.50	За вегетацию	Mogensen, 1977
	0.70	Молодые растения	Ryle et al., 1976
Кукуруза	0.65—0.75	2—4 недели	Heichel, 1971
	0.62	В течение вегетации	Yamaguchi, 1978
	0.75—0.55	То же	Tanaka, Osaki, 1983
	0.65—0.20	»	Бизяев, 1985
	0.70	Вегетативный рост	Andre et al., 1978
	0.30	Старение	Тот же
	0.47	За вегетацию	Loomis, Lafitt, 1987
Сахарная свекла	0.67—0.70	В течение вегетации	Thomas, Hill, 1949
	0.60—0.75	То же	Tanaka, Osaki, 1983
	0.60	3 недели	Мурей, Рахманкулова, 1990
Картофель	0.50	Вегетативный рост	Leach et al., 1982
	0.75	Клубнеобразование	Тот же
	0.60—0.72	В течение вегетации	Tanaka, Osaki, 1983
Клевер белый	0.62—0.57	6—8 недель	McCree, Troughton, 1966
	0.65	Молодые растения	McCree, 1982
Люцерна	0.55	8 недель	Heslehurst, Wilson, 1974
	0.67	70 дней	Sheehy et al., 1979
Райграс	0.55	5—12 недель	Robson, 1973
многолетний	0.40	За вегетацию	Sheehy, Peacock, 1975
Райграс	0.50	То же	Mogensen, 1977
однолетний	0.50	4—6 недель	Sheehy, Peacock, 1975

цепторной системы растений и тесно связана со сменой донорно-акцепторных отношений в онтогенезе растений. Она выше у видов, образующих специализированные органы для запасаания ассимилятов.

6.4. Соотношение дыхания и фотосинтеза

Растения обеспечивают процессы роста и поддержания функциональной целостности структурной биомассы за счет поставляемой дыханием энергии. В результате существенная доля ассимилированного при фотосинтезе углерода окисляется до CO_2 . Анализ онтогенетических изменений соотношения дыхания и фотосинтеза на уровне целого растения дает материал для характеристики особенностей организации и регуляции донорно-акцепторной системы.

Нами (Головко, 1983) была составлена и проанализирована сводка имеющихся в литературе данных по количественному соотношению дыхания и фотосинтеза у травянистых видов. Данные были существенно дополнены за счет более поздних публикаций (Семихатова, 1988б; Голик и др., 1988; Головко, 1988; Голик, 1990). Необходимо отметить, что в большей части рассмотренных работ, особенно ранних, авторы приводят величины, характеризующие долю дыхательных затрат (за сутки и/или более длительный промежуток времени) от так называемого gross-фотосинтеза. Поскольку интенсивность истинного фотосинтеза не может быть измерена прямыми методами (из-за сложности разделения фотосинтетического и дыхательного газообменов на свету), то gross-фотосинтез (P_g) обычно рассматривают как сумму суточной продуктивности нетто-фотосинтеза (P_n) или прироста биомассы (ΔW) и дыхательных затрат (R). Отдельные авторы находят долю дыхательных затрат (обычно за ночные часы) от дневной продуктивности нетто-фотосинтеза.

Величина соотношения суточных дыхательных затрат (R) и gross-фотосинтеза (P_g) варьирует в широких пределах (от 0.1 до 0.8), но подавляющая часть данных укладывается между величинами 0.3 и 0.6. Зрелые растения, как правило, превышают молодые по величине этого показателя. Однако детальных измерений онтогенетического хода R/P_g в литературе приводится немного. L. A. P. Hughes (1973) показал, что у *Chrysanthemum morifolium* величина R/P_g несколько снижалась в начале развития растений до более или менее стабильного уровня и снова повышалась в период цветения. Уровень освещенности, при котором растения выращивались, влиял не только на величину этого соотношения, но и на характер его изменения в онтогенезе.

У *Hordeum vulgare* (Winzeler et al., 1976) величина R/P_g в фазе всходов составляла 60 %. В течение 40—100 дней после всходов она колебалась в пределах от 20 до 30 %. Повышение доли дыхательных затрат отмечалось у растений в возрасте 120 дней после

всходов. Сходная динамика R/P_g описана для *Triticum aestivum* (Osman, 1971a), *Glycine max* (Ryle et al., 1978) и *Zea mays* (Andre et al., 1978).

По нашим данным (Головко, 1984), у картофеля величина соотношения R/P_g в вегетационные периоды с низкой амплитудой колебаний температуры поддерживалась на уровне 35—40 % вплоть до начала интенсивного нарастания массы клубней. В условиях резких колебаний среднедекадной температуры отмечали повышение R/P_g , совпадающее по времени с увеличением температуры. При этом максимальные значения R/P_g не превышали 0.5, а минимальные равнялись примерно 0.25—0.30. Во все годы отмечали тенденцию к снижению величины R/P_g в период клубнеобразования. У растений овса, наоборот, в период генеративного развития величина R/P_g возрастала с 0.40 до 0.60 (Головко, 1985а). Такие же данные были получены для яровой пшеницы (Леина, Юдина, 1982).

Самые общие представления относительно онтогенетических изменений соотношений R/P_g целого растения следующие. В начале питание проростков носит гетеротрофный характер и осуществляется за счет мобилизации запасных соединений. Энергетические и пластические потребности роста, по крайней мере в первые 1—2 недели, обеспечиваются исключительно дыханием. С формированием листовой поверхности все больший вклад в ростовые процессы начинает вносить текущий фотосинтез. У молодых, активно растущих растений доля дыхания от P_g чаще всего не превышает 30—35%. С возрастом (особенно при переходе в фазу репродукции) в биомассе увеличивается доля гетеротрофных тканей, снижается фотосинтетическая активность стареющих листьев. Это приводит к увеличению соотношения R/P_g . Поэтому часто взаимосвязь дыхания с gross-фотосинтезом имеет сложный характер и описывается петлеобразной кривой (Головко, 1988; Семихатова, 1988).

В наших опытах такая кривая была получена для растений клевера, овса и райграса (рис. 52). У картофеля взаимосвязь R с P_g имела вид кривой, стремящейся к насыщению. На линейном участке кривой культуры заметно отличались по величине R/P_g : она составляла 0.60, 0.45 и 0.40 соответственно у клевера красного, овса и картофеля. К концу вегетационного периода соотношение R/P_g возросло до 0.75 у клевера и 0.65 у овса. У картофеля, наоборот, проявлялась тенденция к снижению R/P_g . По-видимому, прямая связь между дыханием и фотосинтезом сохраняется у растений только при определенном соотношении этих процессов с транспортом ассимилятов и ростом. Линейность связи нарушается, когда фотосинтез ограничивается внешними факторами и/или сильно изменяется соотношение продуктов фотосинтеза, идущих на синтез структурной биомассы и отлагаемых в запас.

Величина R/P_g к концу вегетации возрастала у клевера и однолетних злаков вследствие уменьшения фотосинтетической активности растений по мере старения части листьев. У картофеля поддержанию высокого уровня ассимиляции способствовали про-

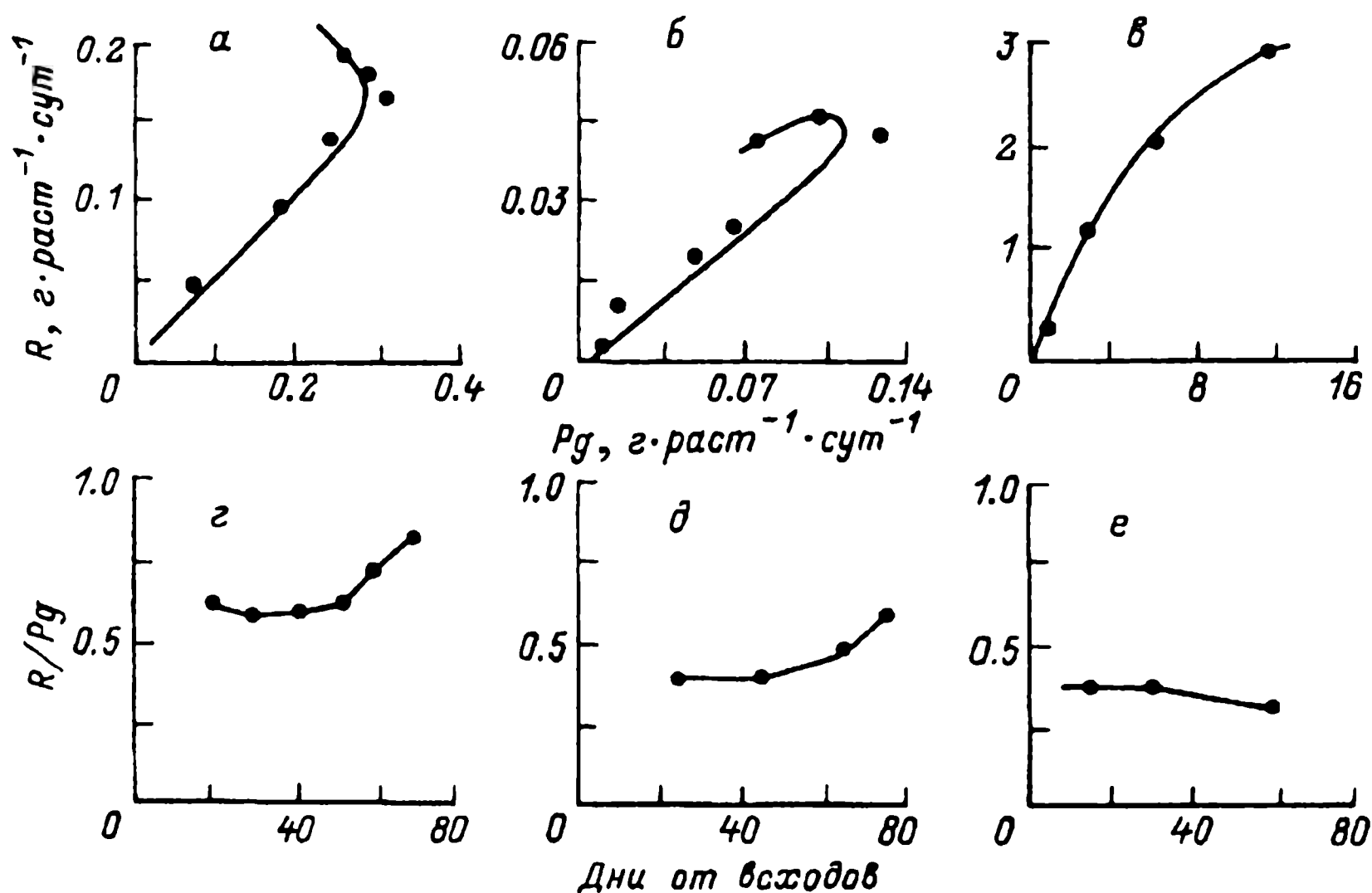


Рис. 52. Дыхание (R) как функцияgross-фотосинтеза (Pg) и изменение соотношения R/Pg в онтогенезе *Trifolium pratense* (а, г), *Avena sativa* (б, д) и *Solanum tuberosum* (в, е).

Fig. 52. Respiration (R , g/plant · d) as a function of grossphotosynthesis (Pg , g/plant · d) and onthogenetic changes of the R/Pg ratio of *Trifolium pratense* (а, г), *Avena sativa* (б, д) and *Solanum tuberosum* (в, е).

должительный рост листовой поверхности и сохранение фотосинтетической активности листьев нижнего яруса в период налива клубней (Головко и др., 1985; Швецова, 1987). По сравнению с фотосинтезом темпы увеличения дыхания куста картофеля были меньше из-за того, что в массе растений значительную долю составляли клубни, отличающиеся низкой интенсивностью дыхания. Доля клубней в дыхании целого растения не превышала 30—40 % даже тогда, когда их масса достигала 70—80 % от всей массы куста. Следовательно, у картофеля изменение соотношения R/Pg связано с изменением в онтогенезе распределения ассимилятов на синтез структурной биомассы и запасание продуктов фотосинтеза.

Некоторые авторы (Голик, 1990) связывают повышение величины R/Pg , которое обычно наблюдается при переходе растений к репродуктивному развитию, с возрастанием доли гетеротрофных тканей в биомассе растений. Например, у растений льна в течение большей части вегетационного периода отмечалось синхронное изменение величины R/Pg и соотношения массы стеблей с репродуктивными органами к массе листьев (Голик, 1988). Вместе с тем Э. Л. Кайбияйнен и О. А. Семихатова (1987) отмечали изменения величины R/Pg , связанные с усилением процессов запасаения асси-

миллионов у растений *Oxyria digyna*, произрастающих в разных условиях. Пример с картофелем также свидетельствует о том, что соотношение масс автотрофных и гетеротрофных органов не всегда является решающим фактором. Важно учитывать дыхательную цену процессов, осуществляемых в этих органах.

6.5. Влияние внешних факторов на величину соотношения дыхания и фотосинтеза

В природных условиях жизнедеятельность растений обусловлена внешними факторами. С возрастом растений и в неблагоприятных условиях среды значение R/P_g имеет тенденцию к увеличению за счет повышения дыхательных затрат (дыхания поддержания) и/или подавления фотосинтетической функции. Величина R/P_g тесно связана с показателем эффективности роста (Головко, 1983):

$$R/P_g = 1 - \text{КЭР},$$

где КЭР — коэффициент эффективности роста (Tanaka, 1972).

R/P_g не только отражает соотношение составляющих углеродного баланса и направленность метаболизма, но и может служить сигналом для включения механизмов адаптивных перестроек, обеспечивающих максимально возможную в конкретных условиях эффективность роста растений (Головко, Гармаш, 1997). В зависимости от силы действия фактора и степени толерантности растения это может достигаться на функциональном уровне, а когда резервов физиологической пластичности недостаточно для поддержания определенного соотношения процессов, — на структурно-функциональном.

Длительность фотопериода и освещенность. Действие фотопериода и освещенности на газообмен изучалось у *Lolium multiflorum* (Hansen, Jensen, 1977). В условиях высокой облученности (95—130 Вт/м²) отношение R/P_g было ниже, чем при низкой (25—45 Вт/м²). Длительность светового периода (16, 12, 8 ч) в меньшей степени влияла на величину R/P_g , чем уровень освещенности. Однако при фотопериоде 8 ч величина коэффициента дыхания роста была выше, чем при фотопериоде 16 ч. Следовательно, эффективность роста повышалась с увеличением длительности фотопериода, возможно, из-за накопления части ассимилятов в запасных фондах.

Сильное уменьшение освещенности (30 % от естественной) в период максимальных приростов приводило к достоверному снижению накопления биомассы и площади листьев растений *Rhaphanisticum carthamoides* (Головко, Гармаш, 1997). Этому соответствовало изменение абсолютной величины видимого фотосинтеза и дыхательных затрат (рис. 53). Однако величина соотношения R/P_g сильно затененных растений достоверно не отличалась от конт-

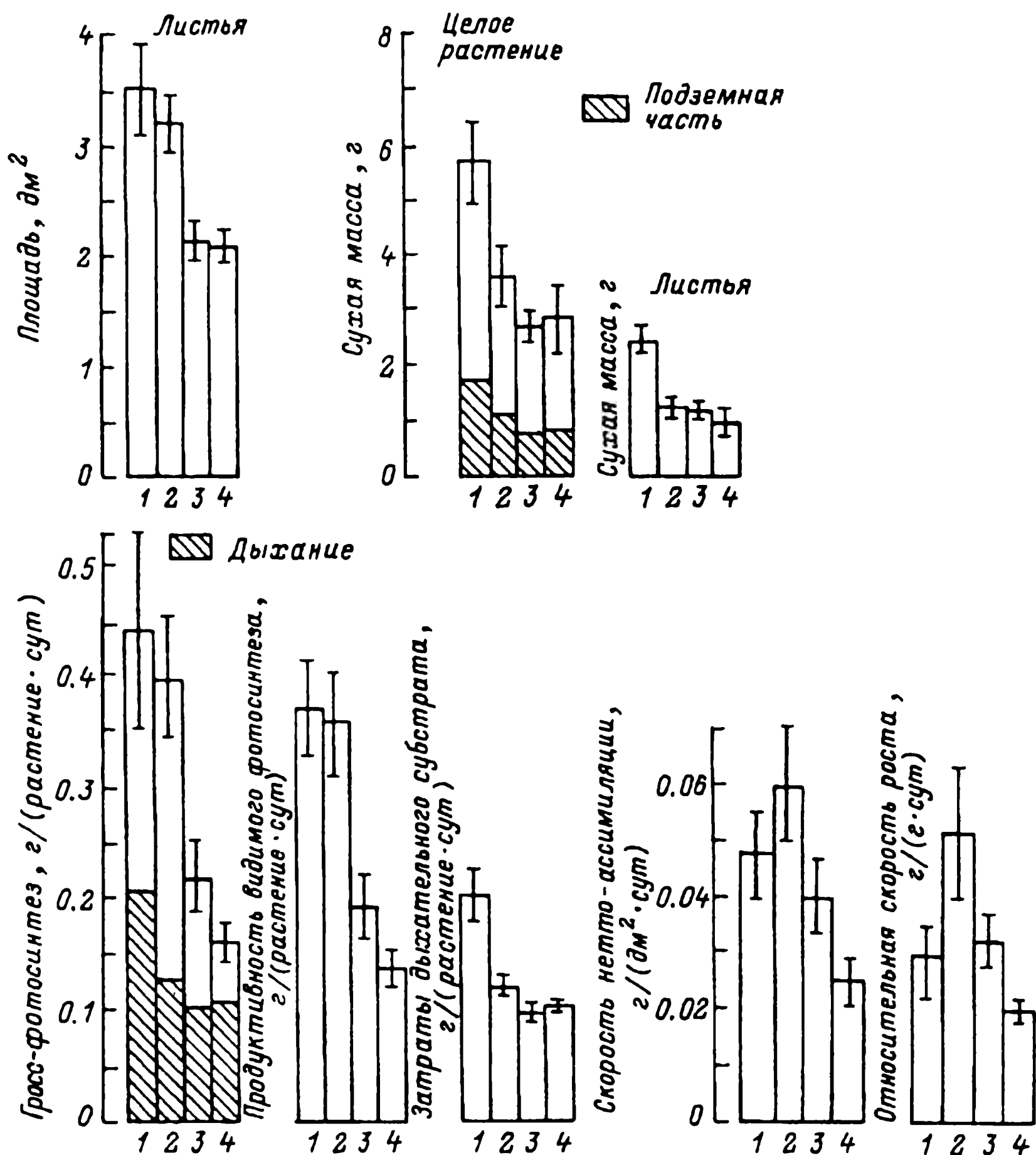


Рис. 53. Влияние светового режима на показатели роста и фотосинтетической продуктивности растений *Rhaponticum carthamoides* второго года жизни.

1 — контроль, 2 — умеренное затенение (на 40 %), 3 — сильное затенение (на 70 %), 4 — короткий день (9 ч).

Fig. 53. The effect of light regime on growth and photosynthetic productivity of *Rhaponticum carthamoides* second-year plants.

1 — control, 2 — moderate shading (40 %), 3 — deep shading (70 %), 4 — short day (9h).

рольных. Умеренно затененные растения (60 % от естественной освещенности) имели продуктивность видимого фотосинтеза на уровне контрольных, но отличались по показателю дыхательных трат. Величина R у них существенно ниже, поэтому и соотношение R/P_g (0.30) меньше, чем в контроле (0.45). Растения, помещенные

в условия короткого дня (9 ч), снижали рост в той же степени, что и сильно затененные. В результате сокращения продолжительности фотосинтеза на 5—7 ч дневная продуктивность его уменьшалась почти втрое по сравнению с растениями, пребывающими на естественном дне (рис. 53). Абсолютная величина дыхательных затрат (R) при этом также снизилась, но в меньшей степени, чем величина дневной продуктивности фотосинтеза. В результате соотношение R/P_g растений, помещенных в условия сокращенного фотопериода, возросло более чем на 20 % по сравнению с контрольными. Эти данные свидетельствуют о том, что в ходе адаптивных реакций на изменение условий светового питания растения стремятся к согласованию основных процессов, определяющих их метаболическую активность, и поддержанию оптимального для роста соотношения фотосинтеза и дыхания.

Условия почвенного питания. Уровень минерального питания существенно влияет на баланс углерода и продукционный процесс (Freijsen, Veen, 1989). Недостаток некоторых элементов минерального питания во многих случаях приводит к снижению ассимиляции (Field, Mooney, 1986; Evans, 1989), тогда как дыхание нередко остается стабильным или даже возрастает (Толмачев, 1955; Строгонова, 1968; Natr, 1975; Куперман, 1984; Головко, Добрых, 1993).

При повышенном уровне азота дыхательный газообмен усиливается, оказывая действие на продуктивность растений и изменяя чистую продуктивность фотосинтеза (Куперман и др., 1983). Растения райграса, получившие питательный раствор с высоким содержанием N (300 ppm), затрачивали больше углерода на дыхание не только из-за того, что имели большую биомассу, но также из-за более высокой интенсивности дыхания единицы биомассы (Robson, Deacon, 1978; Robson, Parsons, 1978). Такая же закономерность отмечена для *Triticum aestivum* (Куперман, Хитрово, 1977).

Внесение азота (180 кг/га) увеличивало выход зерна озимой пшеницы на 78 %, при этом почти втрое повышались затраты на дыхание (Pearman et al., 1981). Между способностью адаптироваться к высоким дозам азота и степенью повышения R/P_g существует тесная зависимость (Osada, 1966). У сортов, способных к усвоению повышенных доз азота, дыхание и величина R/P_g изменяются в меньшей степени, чем у сортов, не приспособленных к высокому уровню минерального питания (Кошкин, 1992).

В полевых опытах с *Rhaponticum carthamoides* нами (Головко, Гармаш, 1997) было показано, что с увеличением обеспеченности азотным питанием растения формировали большую листовую поверхность и сухую массу с концентрацией азота до 35 мг/г. Это сопровождалось повышением дыхательных трат и соотношения R/P_g . Из рис. 54 видно, что связь R/P_g с накоплением сухой массы и содержанием в ней азота имела экспоненциальный характер. Растения были способны поддерживать оптимальную для роста величину R/P_g в пределах 0.4—0.6 только до того, как они формировали около 20 г сухой массы с содержанием азота в ней до

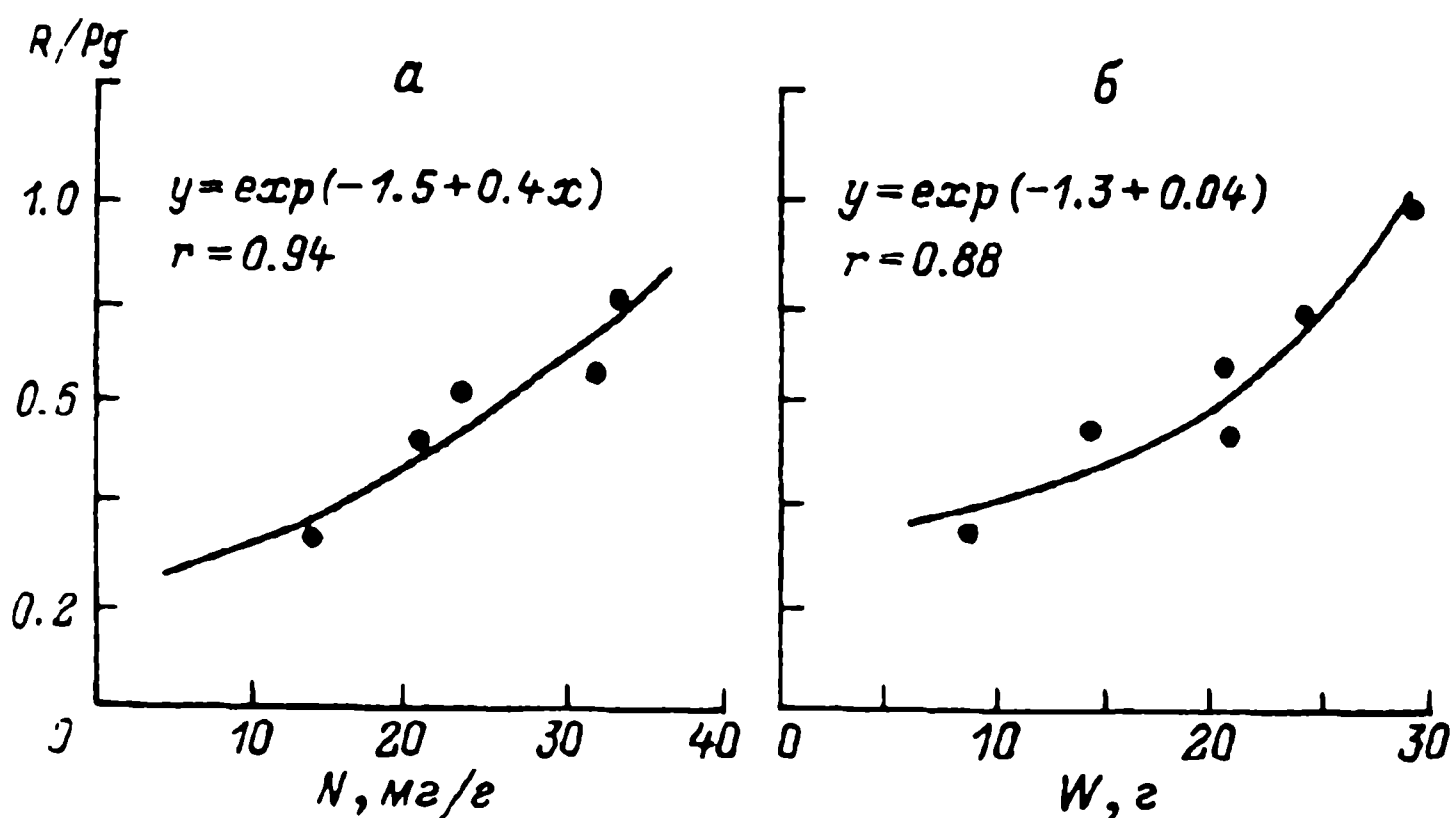


Рис. 54. Соотношение дыхания и фотосинтеза (R/Pg) растений *Rhaponticum carthamoides* второго года жизни как функция содержания азота (а) и их массы (б).

Fig. 54. Respiration and photosynthesis ratio (R/Pg) of *Rhaponticum carthamoides* second-year plants as a function of tissue nitrogen concentration (а) and biomass (б).

25 мг/г. Величина R/Pg сильно возрастала у растений на высоком азотном фоне, где они накапливали биомассу с концентрацией азота свыше 30 мг/г. Повышение R/Pg сопровождалось снижением относительной скорости роста и скорости нетто-ассимиляции (чистой продуктивности фотосинтеза).

Температура. Общие закономерности изменения интенсивности фотосинтетического и дыхательного газообменов растений различных географических зон известны достаточно хорошо (Bauer et al., 1975; Вознесенский, 1977; Заленский, 1977). В зависимости от экологии вида ассимиляция CO_2 возможна в области от 0—5 до 35—45 °C (Лархер, 1978). Зона оптимума для фотосинтеза у большей части растений умеренных широт находится в пределах 15—25 °C. Дыхание обычно усиливается с повышением температуры вплоть до критической (Семихатова, Денько, 1960) и является одной из наиболее термостабильных жизненных функций (Александров, 1975), поэтому температура может оказывать сильное влияние на соотношение фотосинтеза и дыхания.

Неблагоприятный баланс углерода, который складывается под действием повышенной температуры у пустынных растений (эфемеров), может служить причиной раннего окончания их вегетации (Алексеева, 1969; Вознесенский, Юдина, 1983). Величина R/Pg , отражающая состояние углеродного баланса и направленность метаболизма растений, использовалась некоторыми авторами для объяснения границ ареала видов (Mooney et al., 1964; Tranquillini, 1964; Mooney, 1972). R. S. Criddle с соавт. (1994) показали связь между

географическим распространением растений и характером зависимости скорости их метаболизма от температуры (температурный коэффициент метаболизма).

В толерантной для роста и развития растений зоне температура также оказывает заметное влияние на величину R/Pg . В опытах S. Fukai и J. H. Silsbery (1977) у растений *Trifolium subterraneum*, выращиваемых при 12 или 24 °C, соотношение R/Pg за вегетацию составило соответственно 60 и 72 %. При этом общее количество образованных в процессе фотосинтезов ассимилятов практически не различалось, но конечная биомасса растений при 24 °C была несколько ниже за счет более высоких затрат дыхательного субстрата. У *Hordeum vulgare* отношение R/Pg при 15—20 °C было вдвое ниже, чем при 28 °C (Winzeler et al., 1976). У *Triticum aestivum* величина R/Pg сильно зависела от температурных условий сезона, в который производился посев: весной и летом она достигала 50, а зимой — только 35 % (Sawada, 1970). По нашим данным (Головко, 1984), резкие колебания температуры оказывали влияние на величину R/Pg растений картофеля. В сезоны с более теплой и сухой погодой величина R/Pg была несколько выше (на 10—15 %), чем в прохладные и влажные годы.

Водный стресс и засоление. По мере обезвоживания растения интенсивность фотосинтеза, как правило, начинает снижаться значительно раньше, чем дыхание. Чем чувствительнее вид к недостатку воды и чем сильнее засуха, тем большее влияние оказывает водный стресс на продуктивность растений. При прогрессирующем обезвоживании R/Pg может сильно возрасти главным образом за счет снижения нетто-продуктивности (Куперман, Хитрово, 1977; Wilson et al., 1980).

Вместе с тем в опытах с растениями зернового сорго, выращиваемыми в контролируемых условиях при высокой освещенности, снижение водного потенциала приводило к уменьшению R/Pg (McCree et al., 1984). Это было связано с усилением процессов запасаания продуктов текущего фотосинтеза, что требует меньших дыхательных затрат, чем включение их в структурную биомассу. После возобновления полива дыхание быстро повышалось, и это сопровождалось возобновлением роста площади листовой поверхности. Сходные реакции на разных растениях наблюдали и другие авторы (Ludlow, Ng, 1977; Richardson, McCree, 1985).

Водный дефицит растений часто развивается на фоне засоления почв. Засоление, как правило, вызывает снижение скорости роста и продуктивности растений, особенно культурных. Так как степень подавления роста часто не соответствует снижению скорости фотосинтеза в расчете на единицу площади листьев, считают, что это является следствием увеличения соотношения R/Pg . Учитывая видоспецифичность реакций дыхания растений на засоление (см. гл. 4), в каждом отдельном случае необходим специальный анализ, основанный на экспериментальных определениях дыхания, фотосинтеза и роста. Таких комплексных данных в литературе очень

мало. По данным К. J. McCree (1986), в условиях водного стресса дыхательные затраты растений сорго снижались пропорционально фотосинтезу. При сочетании водного стресса с осмотическим (засоление) баланс С в растениях даже улучшался, так как дыхательная цена запасаания ассимилятов и использования их для адаптации к осмотическому стрессу была меньше, чем цена превращения ассимилятов в биомассу.

Повышенная концентрация CO_2 . Имеющиеся в литературе данные (см. гл. 4) показывают, что дыхание растений имеет тенденцию снижаться при продолжительном росте в условиях повышенной концентрации CO_2 . Это снижение является следствием изменения химического состава биомассы — увеличения содержания неструктурных углеводов, снижения концентрации белка и минеральных элементов.

По данным Н. В. Пухальской (1997), интенсивность фотосинтеза пшеницы и ячменя возрастала в среднем на 53 %, а дыхание снижалось на 24 % при увеличении концентрации CO_2 вдвое от естественной. В результате нетто-ассимиляция за сутки возрастала почти на 80 %. Следует, однако, отметить, что увеличение углеродного питания способствовало повышению зерновой продуктивности (на 40—50 %) только на фоне высокой обеспеченности растений азотным питанием.

Данные по влиянию концентрации CO_2 в атмосфере на R/P_g приводятся также в работе L. A. P. Hughes, K. E. Cockshull (1972). У *Chrysanthemum morifolium* независимо от температурных условий выращивания R/P_g было ниже при более высокой концентрации CO_2 (1500 ppm).

Заключение. Разработанные подходы и выполненные исследования позволяют заключить, что дыхание является фундаментальной функциональной характеристикой донорно-акцепторной системы растений и участвует в формировании донорно-акцепторных отношений. Обусловленная морфогенетически смена донорно-акцепторных отношений вызывает закономерные функциональные изменения, выражающиеся в согласовании на новом уровне дыхания с фотосинтезом и ростом. В этом направлении действуют и внешние факторы, которые индуцируют адаптивные перестройки, направленные на оптимизацию соотношения между фотосинтезом, дыханием и ростом в конкретных условиях среды.

Продуктивность и эффективность роста целого растения обусловлены дыхательной ценой процессов, осуществляемых в различных элементах донорно-акцепторной системы растений. Величина и характер онтогенетических изменений соотношения дыхания и фотосинтеза у растений, отличающихся по морфологической организации донорно-акцепторной системы, обусловлены разными факторами. У однолетних трав они определяются затратами на поддержание фотосинтетического аппарата и снижением ассимиляции вследствие взаимозатенения и старения листьев, у многолетних трав — дыхательной ценой мощной корневой системы. У

растений, формирующих специализированные органы запаса, ведущим фактором является увеличение доли продуктов фотосинтеза, направляемых в запас.

В дыхании используются преимущественно свежие ассимиляты. Долговременные запасы используются на дыхание при их мобилизации для возобновления роста (восстановление после дефолиации, отрастание весной и т. д.). В среднем за сутки в дыхании целого растения окисляется 40—60 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода. В годичном цикле эта величина может достигать 80 %. Эти данные характеризуют дыхание как мощный метаболический акцептор углерода, превосходящий по своей емкости рост.

7. Дыхание и продуктивность ценозов

В предыдущих главах мы рассмотрели актуальные вопросы дыхания на клеточном, тканевом, органном уровнях и уровне целого растения. Ценотический уровень организации фотосинтезирующих систем представляет наибольший интерес в связи с продукционным процессом. Накопление биомассы ценоза определяется не только потенциальной продуктивностью особей, его слагающих, но также зависит от ценотического взаимодействия между растениями.

Вопросы взаимосвязи растений в растительном сообществе на уровне структурной организации изучает фитоценология (см.: Сукачев, 1953, 1972; Наггер, 1977; Работнов, 1987, 1992).

В. Н. Сукачев (1972. С. 165) определил фитоценоз как «совокупность растений на определенной территории (...), характеризующуюся определенными взаимоотношениями как между растениями, так и между ними и условиями местопроизрастания». Основные признаки фитоценозов (взаимное влияние растений и взаимодействие со средой) свойственны и посевам культурных растений, которые являются агрофитоценозами.

Взаимовлияние растений в ценозе приводит к изменению фенотипических черт отдельно взятого растения от состояния, характерного для растения при полном отсутствии взаимодействия (Долотовский, 1987). Для обозначения неблагоприятных взаимовлияний в литературе используют термин «конкуренция». Под конкуренцией понимают изменение среды, вызванное непосредственным потреблением материально-энергетических ресурсов, находящихся в количестве, меньшем их возможного потребления, и приводящее по принципу обратной связи к изменению состояния самих конкурирующих растений.

Особи в ценозе конкурируют за свет, воду, элементы минерального питания, углекислый газ в среде, окружающей фотосинтезирующие органы, и кислород в среде, окружающей корни (Работнов, 1992).

Взаимовлияние растений не сводится только к конкурентным, неблагоприятным взаимодействиям. По мнению В. Н. Сукачева

(1947, 1953), характерной чертой фитоценозов является наличие между растениями как благоприятного, так и неблагоприятного влияний. Ряд исследователей (Сукачев, 1953; Заугольнова и др., 1988) отмечают, что в посевах однолетних растений загущение в начале развития, когда нет интенсивной конкуренции, благоприятно влияет на рост растений в результате уменьшения испарения, сглаживания температурных колебаний, лучшего противостояния ветру. Однако отрицательный эффект конкуренции за свет и питательные вещества обычно очень быстро перевешивает преимущества от объединения в группу.

Взаимовлияние растений в ценозе является причиной закономерного изменения (направленного на адаптацию к условиям среды) их структурных и функциональных параметров. Ценотическое взаимодействие растений проявляется в изменении их веса и габитуса. При низкой густоте стояния средняя масса растений (W) связана с плотностью ценоза (ρ) обратной прямолинейной зависимостью (Harper, 1977):

$$W^{-1} = a\rho + c. \quad (1)$$

При высокой плотности зависимость между массой отдельной особи и густотой стояния растений описывается уравнением:

$$W = c\rho^{-3/2}. \quad (2)$$

Эта зависимость была установлена эмпирически (Kira et al., 1953) и подтверждена для посевов однолетних растений на большом фактическом материале (White, Harper, 1970; Harper, 1977; Головкин, 1989).

И. А. Мурей с соавт. опубликовали ряд работ (Мурей, 1974; Мурей, Ничипорович, 1974; Мурей, Шульгин, 1979), в которых представили результаты исследования архитектуры ценоза и отдельных растений, слагающих ценоз, при увеличении его плотности. В результате математического анализа зависимости скорости роста и сухого веса растений в посевах при их загущении была введена новая величина, характеризующая степень взаимодействия растений в фитоценозе. Она является показателем действия ослабления светового потока внутри посева и определяется как разность между общей сухой биомассой растений, выращенных при отсутствии светового взаимодействия, и биомассой такого же числа растений, выращенных в условиях ценотического взаимодействия. Показано, что при одинаковой конечной биомассе в конце эксперимента величина ценотического взаимодействия (B) не зависит от того, каким образом получена эта биомасса — за счет большего числа растений с меньшей индивидуальной массой или за счет большей массы отдельных растений при меньшей густоте ценоза. Установлено, что для посевов разной густоты имеет место зависимость:

$$W_{\text{ц}} = f(B). \quad (3)$$

Д. А. Сабинин (1947) отмечал, что если бы растения не оказывали друг на друга влияния, то урожай с единицы площади возрастал бы пропорционально числу особей. На самом деле зависимость урожая от густоты стояния растений описывается уравнением параболы, т. е. конечный урожай стабилен в большом диапазоне плотности ценоза. При низкой густоте посева происходит компенсация числа растений более интенсивным индивидуальным ростом. Возрастание численности растений на единице площади сопровождается снижением веса отдельных растений. К концу вегетации ценозы разной плотности накапливают одинаковую биомассу на единице площади земли. Эта закономерность получила название «закона постоянства конечного урожая» (Kira et al., 1953; Harper, 1977).

В ряде работ (Работнов, 1987; Заугольнова и др., 1988) показано, что в посевах однолетников загущение в начале развития обеспечивало более благоприятные для роста растений условия микроклимата и стимулировало рост стеблей в высоту. Однако к концу вегетации растения из загущенных ценозов уступали по высоте растениям из разреженных посевов, так как рост последних продолжался более длительное время.

Плотность ценоза влияет не только на интенсивность роста в высоту, но и на соотношение масс органов растения. С увеличением густоты посева изменяется соотношение массы корней и надземных органов. А. Д. Рогаченко с соавт. (1988) установили наличие прямой зависимости между величинами соотношения масс корня/побеги и густотой стояния растений для некоторых гибридов кукурузы. Под влиянием плотности сокращалось число боковых побегов, число листьев на побеге у целого ряда однолетников (Harper, 1977; Colvill, Marshall, 1981). Для ряда однолетних растений показано отрицательное влияние плотности на их семенную продуктивность (Palmblad, 1968; Harper, 1977; Clay, Shaw, 1981).

При усилении ценотического взаимодействия усиливается конкуренция между растениями за основные ресурсы — свет, воду и элементы минерального питания. Условия минерального питания, в частности азотного, и световой режим оказывают существенное влияние на морфологию, обмен веществ, фотосинтетическую продуктивность и дыхание растений. При этом следует учитывать специфичность ответа растений на фактор среды, который ограничивает их рост и определяет организацию фитоценоза.

Культурные растения произрастают в ценозах, где методами агротехнологии создается оптимальный режим минерального питания и увлажнения. В этих условиях наиболее выражена конкуренция растений за свет. В результате усиливающегося взаимозатенения растений при загущении ценоза снижается приход ФАР к растениям. Адаптируясь к условиям низкой освещенности в посевах растения формируют такую структуру (число побегов и листьев, форма листьев), которая могла бы обеспечить максимальную эффективность использования ФАР (Ничипорович, 1956; Мурей, Шульгин, 1979). Х. Г. Тооминг (1977, 1984) сформулировал прин-

цип максимальной продуктивности, согласно которому растения в ценозе стремятся изменить архитектуру таким образом, чтобы использовать ФАР с максимальным КПД и накопить биомассу, соответствующую поглощенному количеству энергии. Н. Gareth (1988) предложил уравнение для биомассы (W), накопленной ценозом за время dt :

$$W = \int e \varphi R dt, \quad (4)$$

где R — падающий на посев поток ФАР, φ — коэффициент поглощения посевом ФАР, e — количество сухого вещества, продуцированное посевом на единицу поглощенного ФАР. Оказалось, что во многих стрессовых условиях e остается постоянным и уменьшение W вызвано только уменьшением поглощенной ФАР. Обнаружено также, что e мало зависит от структуры и густоты посева.

Наиболее чувствительным показателем, тонко реагирующим на условия обеспеченности растений ФАР, является удельная поверхностная плотность листьев (УПП, отношение массы листьев к их площади) (Тооминг, 1984). По существу, УПП служит тем инструментом, с помощью которого растения регулируют свою архитектуру в посевах в соответствии с требованиями наилучшего использования ФАР (Мурей, Шульгин, 1978). В условиях разной освещенности в ценозе растения меняют УПП листьев, регулируя суммарный размер листовой поверхности, с целью обеспечения максимальной интенсивности газообмена и оптимальной взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием (Тооминг, 1984). Обнаружена прямая зависимость между коэффициентом пропускания ФАР пологом леса и величинами УПП листьев для ряда видов травянистых растений, растущих под пологом (Kallis, Tooming, 1974). Нами (Дымова, Головкин, 1998) показано, что УПП листьев неморального травянистого растения *Ajuga reptans* удваивалась при трансплантации из-под полога леса на открытую делянку. Искусственное затенение, имитирующее загущение, снижало УПП листьев светолюбивого растения *Rhaponthisicum carthamoides* более чем на 30 % (Гармаш, Головкин, 1997). Установлено, что в худших световых условиях в загущенных посевах культурные растения имели более низкие значения УПП листьев по сравнению с растениями в разреженных ценозах (Беденко и др., 1987; Третьяков и др., 1987).

В условиях достаточной влагообеспеченности почвы дефицит корневого питания можно свести главным образом к дефициту азота. В отличие от зольных элементов (фосфор, калий) азот в доступной для растений форме не может накапливаться в почве, так как усвояемые растениями соединения (аммиак и нитраты) интенсивно перерабатываются микроорганизмами и вымываются почвенными водами. Поэтому азот чаще других элементов минерального питания оказывается в дефиците. Дефицит азотного питания приводит к ослаблению конкуренции за свет. При этом у

растений не только ослабляются ростовые процессы, но и происходит перераспределение пластических веществ в направлении преимущественного роста корневых систем за счет редукции роста фотосинтетического аппарата (Куперман, 1969; Куркин, 1984; То-оминг, 1984; Долотовский, 1987).

В 60-х годах R. Brouwer (1966) была предложена концепция, объясняющая причины неравномерного роста органов при ограничении доступности корневого питания. В растении поддерживается функциональное равновесие между органами, поставляющими воду и минеральные вещества, и органами, осуществляющими фотосинтез. При ухудшении условий функционирования какого-либо органа ограничивается рост противоположного органа, поскольку вещества, доставляемые первым, используются на собственный рост. Такая реакция обеспечивает увеличение массы органа, который подвергнут стрессу, что компенсирует снижение его активности.

При лимитировании роста растений азотным питанием рост листьев ограничивается сильнее, поскольку азот, поглощаемый корнями, используется на синтез биомассы самих корней. В результате относительное количество азота в корнях возрастает (Ingestad, 1979). Из-за сокращения роста побегов наблюдается усиление оттока углеводов в корни (Murata, 1969). Дефицит азота вызывает противоположные, чем дефицит света, изменения показателей листовой поверхности растения. Недостаток азота приводит к сокращению роста листовой поверхности (Murata, 1969; Osman et al., 1977). При этом, как правило, рост площади листьев ограничен сильнее, чем прирост их массы, поэтому УПП листьев возрастает (Hirose, 1986, 1988a, 1988b; Май и др., 1987).

От фактора, лимитирующего рост растений при загущении ценоза, зависит состав биомассы растений. В тканях растений, растущих в условиях недостаточного азотного питания, снижается содержание различных форм азота — общего (Ingestad, Lund, 1979), органического (Андреева и др., 1971; Май и др., 1987) и нитратного (Rufty et al., 1984). Рост в условиях конкуренции за азот сопровождается накоплением углеводов в тканях всех органов растения (Alberda, 1965; Витола, 1977; Robson, Deacon, 1978). D. R. Wilson (1975) считал, что ограничение роста является в большей степени причиной накопления углеводов при дефиците азота, чем ограничение фотосинтеза. Продукция углеводов превышает использование их на рост, что и вызывает накопление углеводов в тканях.

Дефицит света, напротив, приводит к накоплению в биомассе нитратного азота как неиспользованного на рост субстрата (Bergagheche, Simon, 1988), поскольку поглощение ионов нитрата может функционально не зависеть от их восстановления (Runge, 1983; Talouizite, Champigny, 1988). При снижении уровня освещенности восстановление нитратов ограничено уменьшением активности нитратредуктазы (Андреева, 1987; Алехина и др., 1988), тогда как поглощение ионов не изменяется. Следует отметить, что концентрация нитрата в тканях является сложным для интерпретации

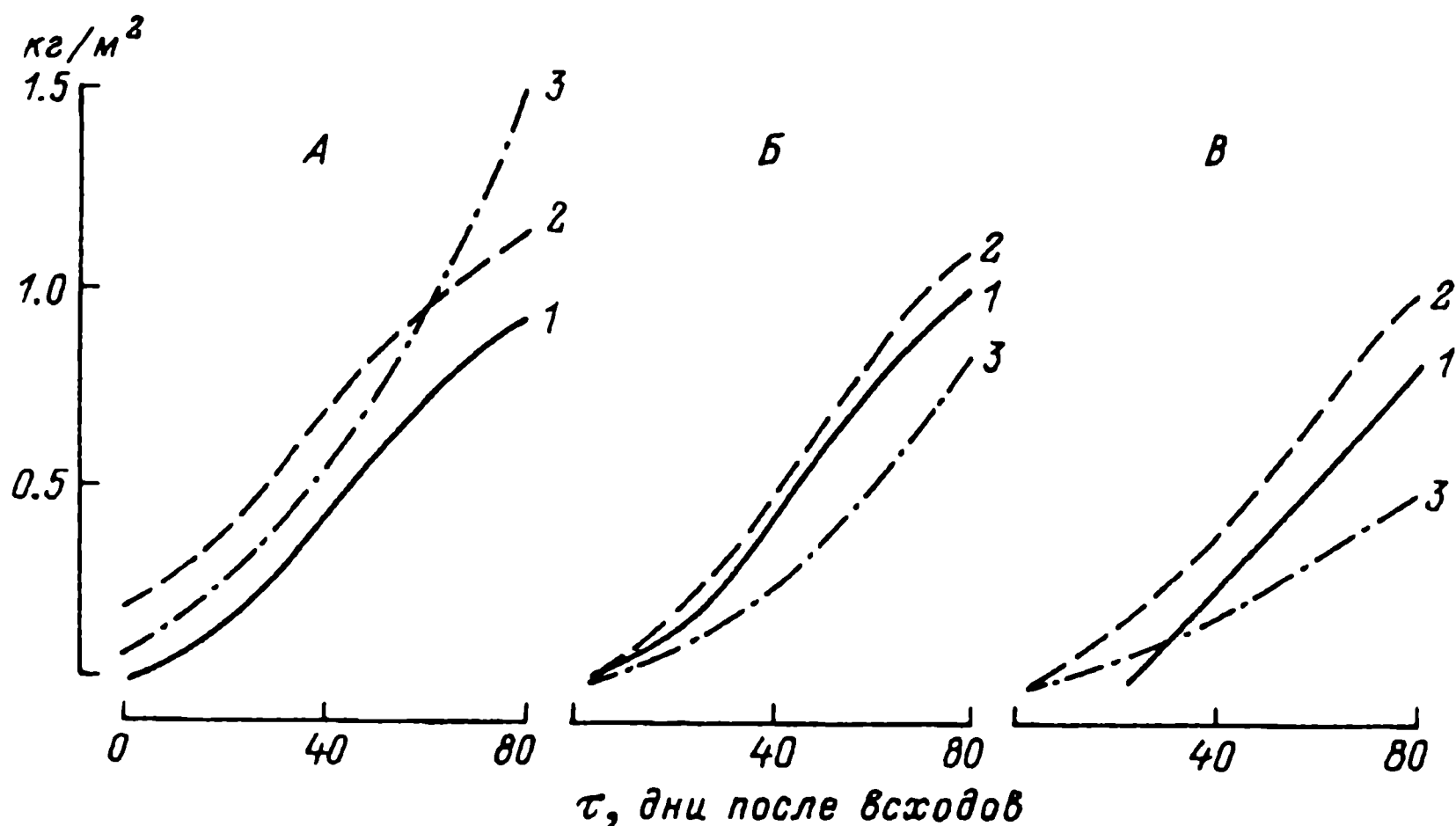


Рис. 55. Накопление сухой биомассы и кумулятивные траты на дыхание агроценозом *Trifolium pratense* (А, 150 растений/м²), *Avena sativa* (Б, 500 растений/м²), *Solanum tuberosum* (В, 5 растений/м²).

1 — хозяйственно-полезная биомасса, 2 — общая биомасса, 3 — дыхательные траты (в эквивалентах сухой биомассы).

Fig. 55. Dry biomass accumulation (kg/m²) and cumulative respiration losses (kg/m²) of the agrocenosis of *Trifolium pratense* (А, 150 plants per m²), *Avena sativa* (Б, 500 plants per m²) and *Solanum tuberosum* (В, 5 plants per m²).

1 — economically useful biomass, 2 — total biomass, 3 — respiration losses (in equivalents of dry biomass).

физиологическим показателем, поскольку отражает суммарный эндогенный фонд нитрата, компартментированный в запасном и метаболическом пулах, которые локализованы в вакуоли и цитоплазме (Измайлов, 1986).

Снижение уровня освещенности при сильном взаимозатенении растений в плотном ценозе вызывает снижение ассимиляции углерода и уменьшение концентрации крахмала и растворимых углеводов в тканях растений (Витола, 1977, 1980; Кошкин, 1992).

Таким образом, увеличение густоты стояния растений приводит к изменению двух главных факторов, оказывающих влияние на функционирование растений в ценозе, — радиационного режима и корневого питания. Усиление конкуренции за каждый из этих факторов в отдельности приводит к противоположным изменениям морфофизиологических параметров растений, а их совместное действие может сгладить различия в структурных и функциональных параметрах растений из разреженного и плотного ценозов. Поэтому при изучении механизма адаптации растений к условиям загущения важно определить, какой из факторов — свет или минеральное

питание — является ведущим, т. е. в большей степени ограничивает рост растений.

Поскольку плотность ценоза влияет на скорость роста и состав биомассы, то а priori можно ожидать ценотические эффекты на дыхание. Однако проблема регуляции дыхания на ценотическом уровне и вклад дыхания в формирование продуктивности ценозов остаются мало исследованными. О том, что этот вклад может быть весьма существенным, свидетельствуют наши данные, представленные на рис. 55. Суммарные за сезон затраты субстрата (ассимилятов) на дыхание вполне сопоставимы не только с урожаем, но и с накоплением всей сухой биомассы посевов.

В ранних моделях продуктивности дыхание представляли как величину, возрастающую пропорционально массе посева (Donald, 1961, 1963). Затем К. J. McCree и J. H. Troughton (1966) на основании измерения CO_2 -газообмена модельного ценоза клевера белого в условиях климатической камеры показали, что дыхание является функцией фотосинтеза ценоза. Такие же результаты представили другие авторы (Ludwig et al., 1965). Позже, продолжая опыты с клевером белым, К. J. McCree (1970) установил, что при изменении уровня освещенности дыхание посева зависело одновременно от массы и фотосинтеза растений.

Во многих исследованиях (например, Мурей, Ничипорович, 1974) было показано, что в условиях высокой плотности ценоза баланс CO_2 нижних листьев становится отрицательным, что может привести в конечном итоге к нулевому суточному балансу CO_2 . По-видимому, неблагоприятное соотношение фотосинтеза и дыхания является основным фактором, запускающим программу отмирания фотосинтетически неэффективных листьев нижнего яруса у многих видов травянистых растений. В природе хорошо известно явление «самоочищения» у сосны, произрастающей в загущенных посадках.

Ряд авторов (Мурей, 1974; Мурей, Ничипорович, 1974; Тооминг, 1984) показали, что наибольшая скорость накопления биомассы посева наблюдается при определенном соотношении между фотосинтезом, дыханием и ростом. Следовательно, регулируя густоту стояния растений, можно установить плотность ценоза, которой соответствует оптимальное соотношение между дыханием и фотосинтезом. В связи с этим изучение взаимосвязей и факторов, контролирующих дыхание на ценотическом уровне, приобретает особую актуальность.

Нами (Головко, Куренкова, 1988; Головко, 1989; Головко и др., 1992; Головко, Лавриненко, 1994) проведены комплексные физиолого-биохимические исследования *Lolium multiflorum* Lam. (сорт Московский-74) в ценозах разной плотности, которые позволили установить закономерности изменения составляющих продукционного процесса, в том числе дыхания, под влиянием ценотического взаимодействия. На рис. 56 представлены данные одного из опытов, характеризующие закономерности накопления биомассы ценозами

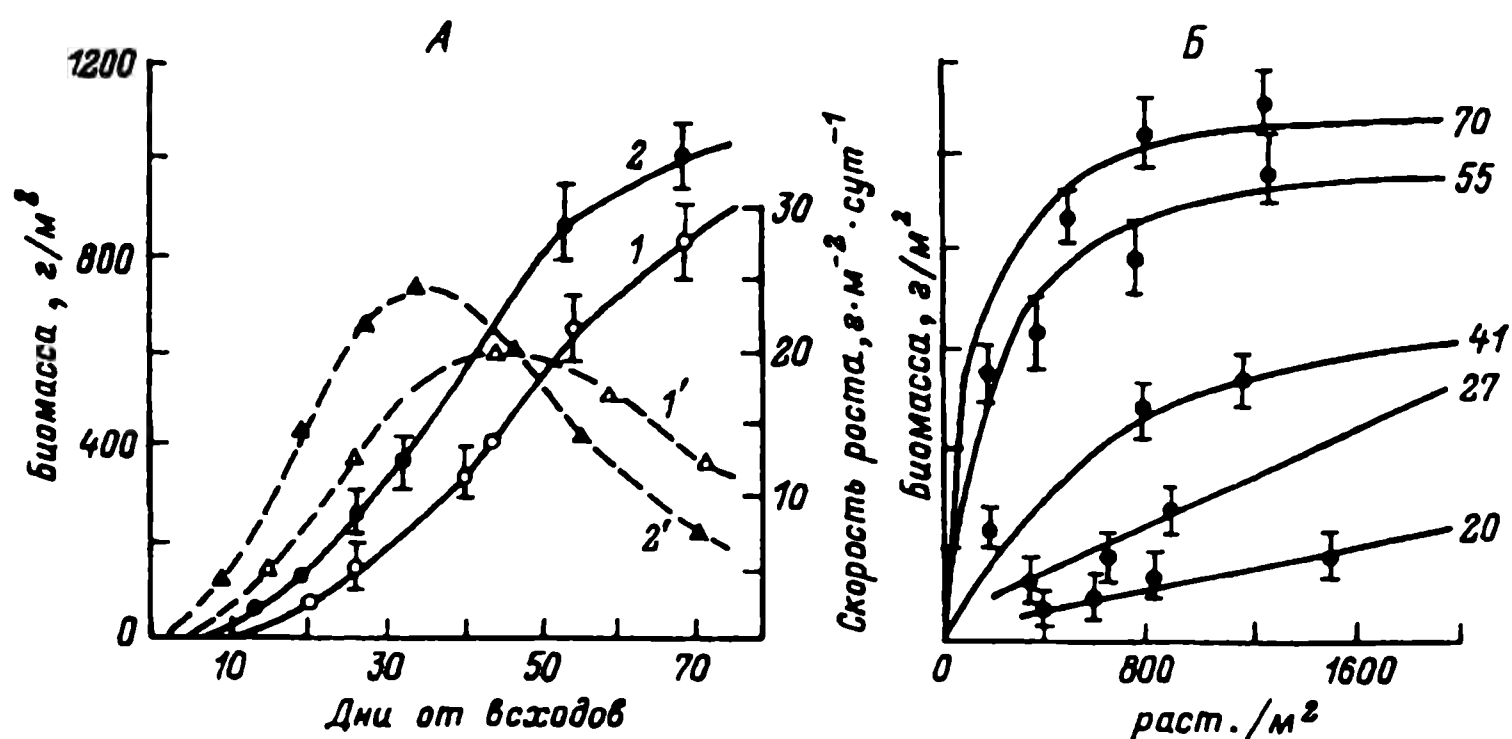


Рис. 56. Накопление биомассы и скорость роста разреженного (1 и 1') и загущенного ценозов (2 и 2') *Lolium multiflorum* (А). Биомасса ценоза как функция густоты стояния растений (Б), цифры возле кривых — дни от всходов. Здесь и далее густота разреженного и загущенного ценозов 300—400 и 900—1100 растений/м² соответственно.

Fig. 56. Biomass accumulation (gDW/m²) and growth rate (gDW/m² per day) of dense (1, 900—1100 plants per m²) and scattered (2, 300—400 plants per m²) cenosis of *Lolium multiflorum* (A). Cenosis biomass as a function of plant stand density (B), figures at the curves — days from appearance of the seedlings.

райграса однолетнего с густотой стояния от 300—400 до 1000—1200 растений на 1 м². Эмпирические кривые накопления сухой биомассы ценозом аппроксимировали функцией Гомпертца (Шмидт, 1984). Скорость прироста биомассы находили как первую производную от исходной функции. Асимптота кривых, характеризующая конечную биомассу, которую могли накопить посе́вы, была одинаковой для разреженного и загущенного ценозов и составляла около 1100 г·м⁻². Кривые роста имели критическую точку, соответствующую максимальной скорости роста. Максимальный прирост, а следовательно, переход скорости роста из возрастающей в убывающую, отмечали, когда разреженный и загущенный ценозы накапливали одинаковое количество биомассы (350—400 г·м⁻²). Загущенный ценоз накапливал такое количество биомассы на 10—12 дней раньше, чем разреженный. В течение вегетации характер зависимости накопления сухой массы от плотности ценоза закономерно изменялся (рис. 56, Б). В первые 2—3 недели отмечали линейную связь, в последующем были получены зависимости, все более приближающиеся к кривой с насыщением. Таким образом, накопление биомассы ценозов разной плотности подчинялось «закону постоянства конечного урожая» (Kira et al., 1953).

Измерения листовой поверхности показали, что смыкание (превышение листовым индексом единицы) в загущенном ценозе происходило через две недели после всходов, а в разреженном — на

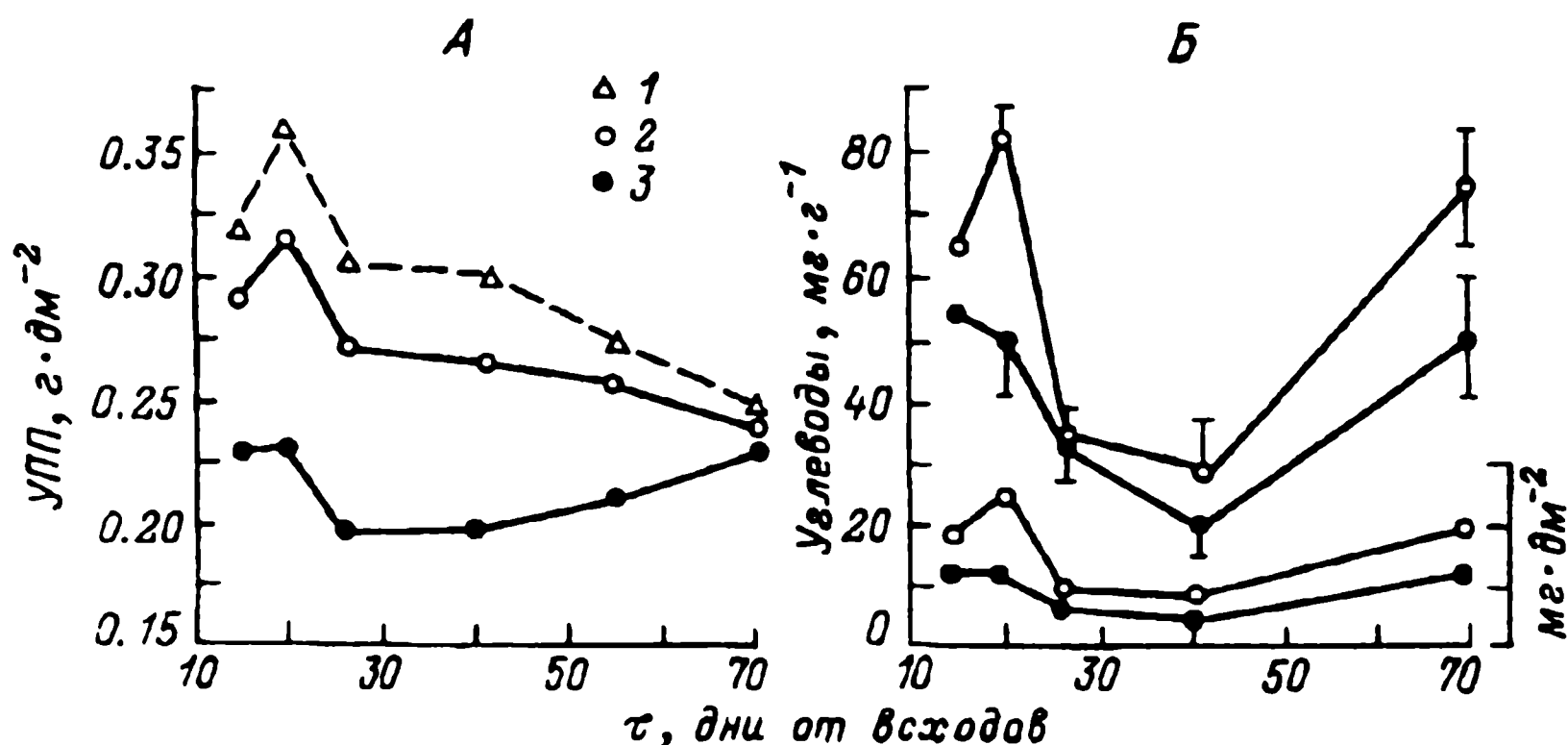


Рис. 57. Онтогенетические изменения удельной поверхностной плотности листьев *Lolium multiflorum* (А) и содержание растворимых углеводов (Б).

1 — одиночные растения, 2 и 3 — растения в разреженном и загущенном ценозах соответственно.

Fig. 57. Ontogenetic changes of specific leaf area density of *Lolium multiflorum* (А) and tissue soluble carbohydrates concentration (Б).

1 — single plants, 2 and 3 — plants in the denced and scattered cenoses, respectively.

неделю позже. Важнейшим фактом, указывающим на адаптивную реакцию растений райграса к загущению ценоза (уменьшению прихода ФАР), является снижение удельной поверхностной плотности (УПП) листьев. По мнению Х. Тооминга (1984), растения обеспечивают максимальный КПД газообмена листьев путем изменения их УПП. Увеличение густоты с 300 до 1000 растений/м² приводило к уменьшению УПП от 0.25 до 0.18 г/дм². У сельскохозяйственных растений с С₃-типом фотосинтеза величина УПП варьирует в диапазоне 0.18—1.1 г/дм² (Тооминг, 1984). Пороговая величина УПП, при которой нарушается функциональная активность листа, находится в пределах 0.05—0.08 г/дм² (Каллис и др., 1974). В наших опытах (Головко, Лавриненко, 1994) минимальная величина УПП (0.17 г/дм²) была отмечена в период «колошение—цветение» у листьев загущенного ценоза, которые характеризовались очень низким содержанием неструктурных углеводов. УПП листьев тесно коррелировала с содержанием в них растворимых углеводов (рис. 57).

С увеличением плотности ценоза содержание растворимых углеводов в биомассе листьев достоверно уменьшалось, а фонд нитратов в листьях и стеблях повышался (табл. 32). Снижение концентрации неструктурных углеводов и накопление нитратов в побегах растений загущенных ценозов можно прямо объяснить недостатком света в ценозе. Концентрация восстановленного азота была несколько ниже в биомассе растений плотных ценозов по сравнению с разреженными, но эти различия не были достоверными. Посколь-

ТАБЛИЦА 32

Коэффициент корреляции и коэффициенты уравнений линейной регрессии между плотностью ценоза и содержанием азота и неструктурных углеводов в биомассе растений райграса однолетнего в фазу колошения (1988 г.)

Показатель (мг·г ⁻¹)	Органы растения	Коэффициент корреляции	Коэффициенты уравнений регрессии	
			a	b
Восстановлен- ный азот	Листья	– 0.23	47.20	– 0.018
	Стебли	– 0.30	22.50	– 0.039
Нитратный азот	Листья	0.65*	3.15	0.018
	Стебли	0.59*	4.90	0.021
Неструктур- ные углево- ды	Листья	– 0.61*	42.20	– 0.290
	Стебли	– 0.19	73.60	– 0.130

* — коэффициент корреляции значим при $P \leq 0.05$.

ку бóльшая часть дыхательных трат связана с синтезом и оборотом белковых структур, а содержание углеводов само по себе еще не определяет дыхательную активность, можно предполагать, что растения из ценозов разной плотности мало отличались по скорости дыхания в расчете на единицу биомассы.

Прямые измерения скорости дыхания подтвердили это предположение. Общий характер онтогенетических кривых дыхания и скорость выделения CO_2 единицей биомассы были сходными (рис. 58). Лишь в первые две недели после всходов увеличение густоты посева положительно сказалось на развитии и дыхательной активности растений. У растений из плотных ценозов быстрее появлялся третий лист и они чуть раньше начинали куститься. После кущения растения из плотных ценозов имели более низкую скорость дыхания. Хотя различия были несущественными, они устойчиво проявлялись в разные годы исследований.

Дальнейший анализ показал, что онтогенетические изменения дыхания коррелировали со снижением относительной скорости роста и уменьшением концентрации восстановленного азота в биомассе растений (Головко и др., 1992).

Представление о влиянии плотности ценоза на показатели углеродного баланса дает рис. 59. Абсолютные величины дыхательных трат были выше у загущенных ценозов на всем протяжении вегетации. Существенную часть дыхания (даже у молодых растений) составляли затраты, связанные с поддержанием (рис. 59, табл. 33). Так как разреженный ценоз отставал от загущенного по накоплению биомассы, особенно в первую половину вегетации, целесообразно рассмотреть дыхательные затраты как функцию биомассы ценозов. По мере увеличения биомассы дыхательные траты возрастали нелинейно: скорость повышения суточных затрат дыхательно-

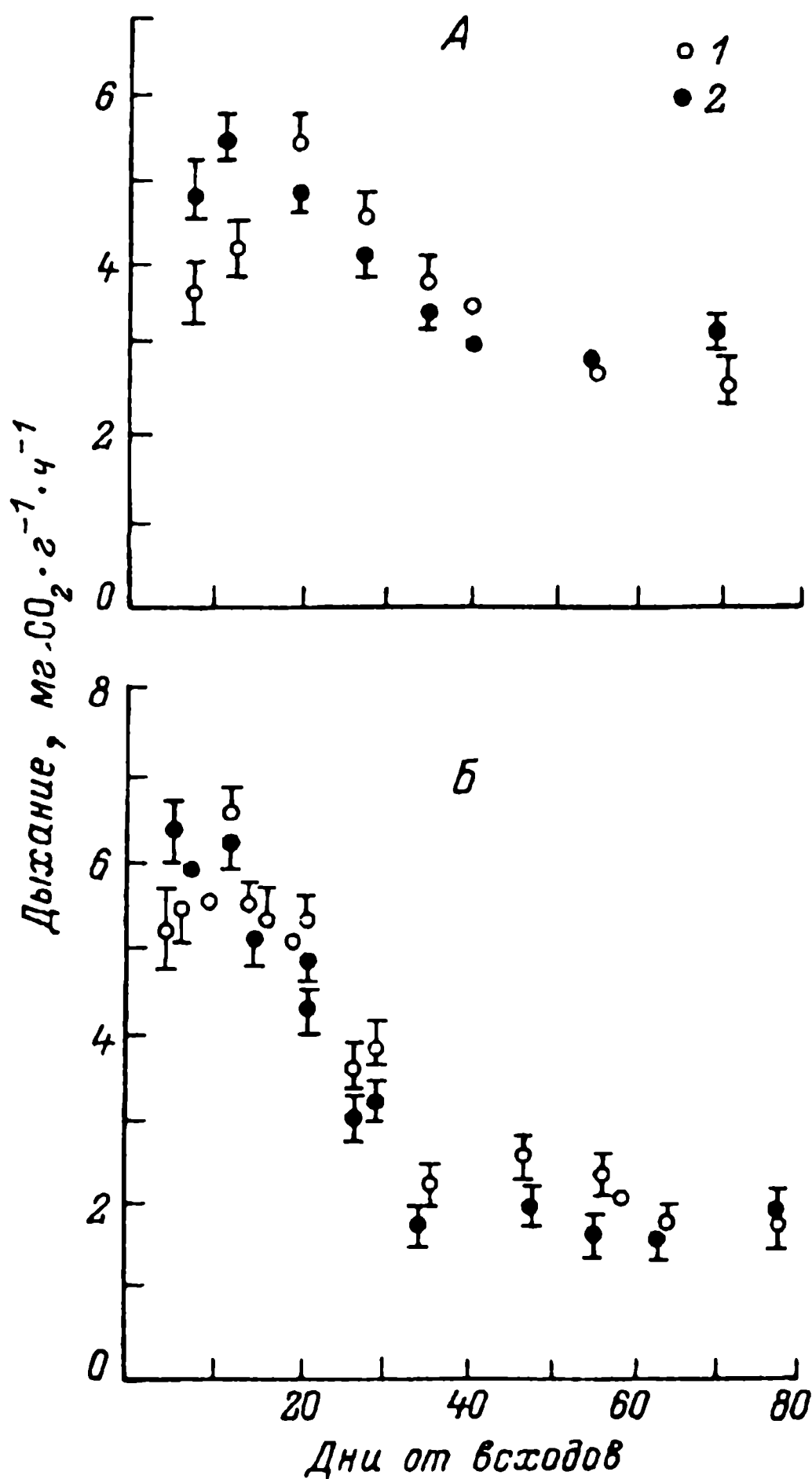


Рис. 58. Онтогенетический ход дыхательной способности растений *Lolium multiflorum* в разреженном (1) и загущенном (2) ценозах. А и Б — данные из опытов разных лет.

Fig. 58. Onthogenetic change of the specific respiration rate (mg CO₂/g DW per hour at 20 °C) of *Lolium multiflorum* plants in the denced (1) and scattered cenosis (2). A and Б — data obtained in the experiments of different years.

го субстрата становилась заметно ниже после достижения ценозом массы 300—400 г · м⁻². При фиксированных значениях биомассы загущенные ценозы превышали разреженные по величине дыхательных трат, но разница была существенно меньше, чем при фиксированных значениях дней после всходов.

Величина gross-фотосинтеза ценозов, рассчитанная как сумма дыхательных затрат и прироста биомассы за сутки, была макси-

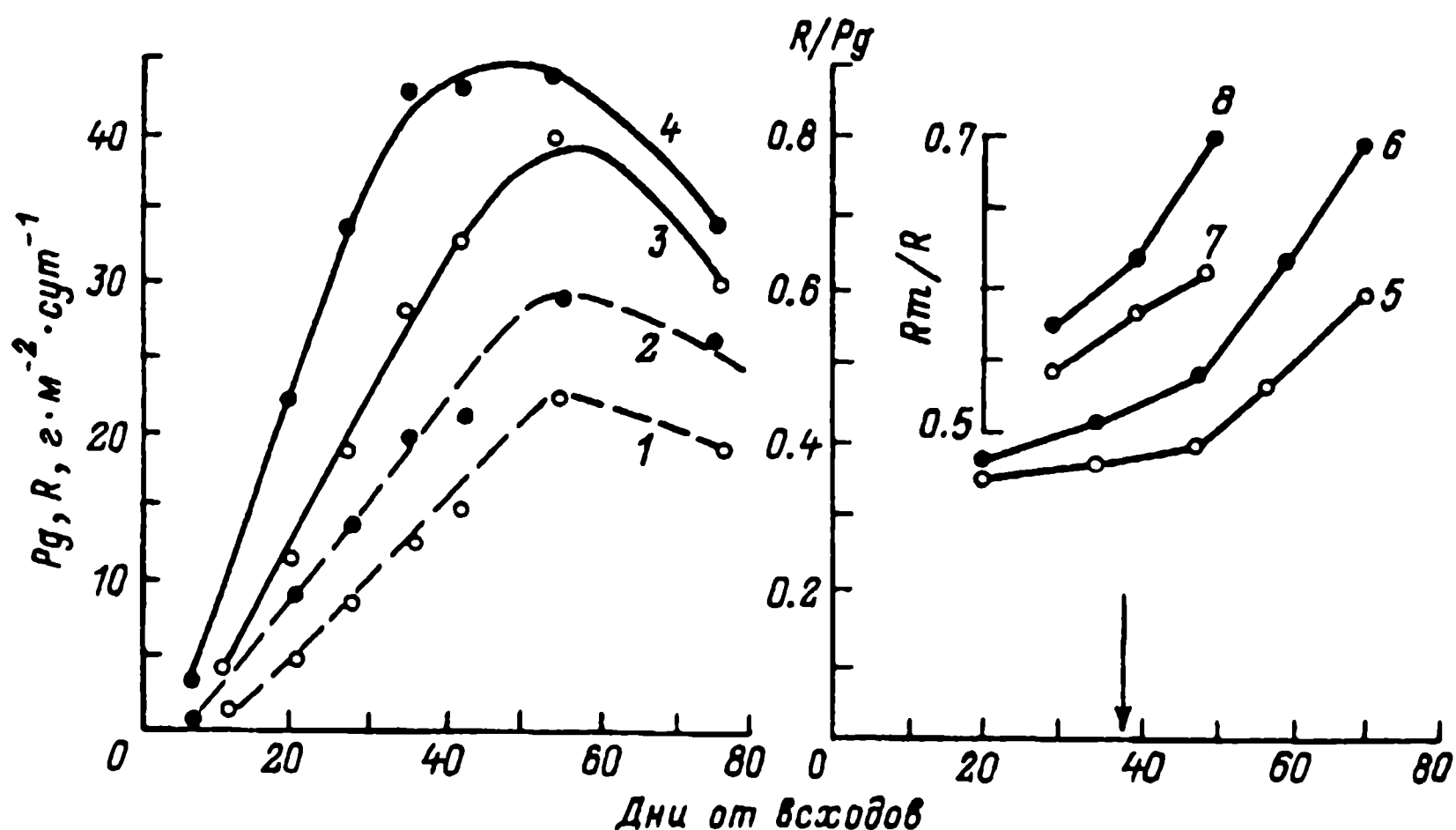


Рис. 59. Составляющая углеродного баланса ценозов *Lolium multiflorum* разной плотности.

1, 2 — дыхание (R); 3, 4 — фотосинтез (Pg); 5, 6 — соотношение R/Pg ; 7, 8 — доля дыхания поддержания от общего дыхания (Rm/R). Залитые кружки — плотный ценоз, незалитые — разреженный ценоз.

Fig. 59. Carbon balance components of *Lolium multiflorum* cenoses of different density. 1, 2 — respiration (R), 3, 4 — gross photosynthesis (Pg); 5, 6 — R/Pg ratio; 7, 8 — part of maintenance respiration in total respiration (Rm/R). Dark circles — denced cenosis, leght circles scattered cenosis.

мальной в период, когда посевы достигали массы $350-400 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, при которой происходит переход скорости роста ценозов из возрастающей в убывающую и начинает проявляться ценотическое взаимодействие растений. После достижения этого состояния gross-фотосинтез уже не возрастал и даже несколько снижался, а дыхательные затраты продолжали повышаться.

До состояния, которое характеризовали как начало ценотического взаимодействия, соотношение R/Pg поддерживалось на довольно стабильном уровне 35—40 % (см. табл. 33). Эта величина мало зависела от плотности ценоза и погодных условий вегетационного периода. Постоянство соотношения R/Pg свидетельствует о сбалансированности процессов накопления биомассы (роста) и расхода субстрата на дыхание. Поэтому при одной и той же доле дыхательных затрат различные темпы роста были обусловлены количеством образуемых при фотосинтезе ассимилятов. Следует заметить, что в этот период плотные ценозы имели вдвое бóльшую листовую поверхность.

По мере накопления биомассы относительная доля дыхательных трат возрастала в основном за счет увеличения дыхания поддержания. Чем выше была плотность посева, тем раньше наступало состояние ценотического взаимодействия и тем сильнее наруша-

ТАБЛИЦА 33

Доля суточных затрат на дыхание от gross-фотосинтеза (R/P_g)
и доля дыхания поддержания от общего дыхания (R_m/R)
в ценозах разной плотности

Фаза роста	R/P_g , %				R_m/R , %	
	1988 г.		1989 г.		1989 г.	
	РЦ	ЗЦ	РЦ	ЗЦ	РЦ	ЗЦ
Кущение	38	37	30	30	55	59
Колошение	38	39	38	36	63	65
Цветение	42	46	40	44	66	74
Молочная спелость	56	66	60	75	75	96
Восковая спелость	60	78	73	85	85	99

Примечание. РЦ — разреженный ценоз (300—400 растений/м²), ЗЦ — загущенный ценоз (900—1100 растений/м²).

лась пропорциональность между дыханием и фотосинтезом. Величина R/P_g разреженного ценоза возрастала до 0.6—0.7, загущенного — превышала 0.8. Соответственно снижалась и эффективность роста. В период созревания семян почти весь ассимилированный загущенным ценозом углерод использовался на дыхание поддержания, тогда как в разреженных ценозах существенная часть углерода включалась в биомассу. В результате разреженные ценозы приближались к загущенным по конечной биомассе. Если суммировать дыхательные затраты за вегетацию, то оказывается, что плотные ценозы, не отличающиеся от разреженных по конечной биомассе, использовали на дыхание почти в 1.5 раза больше субстрата.

Таким образом, регуляция дыхания на ценотическом уровне проявлялась в изменении соотношения функциональных составляющих дыхания и доли дыхания в углеродном балансе фитоценозов. Чем выше плотность ценоза, тем раньше проявляется эффект ценотического взаимодействия и сильнее возрастает соотношение дыхания и фотосинтеза. Поэтому степень изменения величин соотношений R_m/R и R/P_g может служить мерой силы ценотического взаимодействия. Полученные данные позволяют заключить, что накопление ценозами разной плотности одинаковой конечной биомассы связано в основном с увеличением дыхательных затрат на поддержание биомассы и доли дыхания от gross-фотосинтеза при загущении посевов.

8. Заключение

Общепризнано, что дыхание — неотъемлемое свойство и фундаментальная основа жизни любой клетки. Биологическая роль дыхания состоит в трансформации восстановленного углерода в

метаболиты (С-скелеты) и энергетические эквиваленты (НАД(Ф)Н и АТФ), необходимые для клеточного обмена, поддержания целостности и упорядоченности клеточных структур, градиентов веществ и ионов на мембранах, внутриклеточного движения. Обеспечивая функционирование клетки как открытой системы, дыхание вместе с тем является процессом, в ходе которого окислению до CO_2 подвергается существенная часть углерода, восстановленного при фотосинтезе.

Дыхание осуществляется во всех живых клетках и тканях, тесно взаимодействуя с другими функциями и процессами. Оно присутствует и в зеленых клетках на свету. Дыхательная сеть растений, сформировавшаяся и закрепившаяся в ходе эволюции, сложна и многокомпонентна. Дыхательные пути компартиментированы в различных органеллах и цитоплазме. Уникальность растительных митохондрий состоит в их способности окислять экзогенный НАДН и присутствии двух путей транспорта электронов — через основную цитохромоксидазу с и альтернативную оксидазу.

В настоящее время уже расшифрованы основные биохимические реакции дыхательного тока углерода и электронов, известны механизмы, контролирующие скорость этих реакций. Показано, что помимо наличия доступного для дыхания углеродного субстрата важную роль играют активность ключевых ферментов, скорость регенерации АДФ и НАД(Ф), наличие неорганического фосфора и кислорода. Аспекты регуляции дыхания на молекулярном и клеточном уровнях обсуждались неоднократно в многочисленных сводках и обзорах. В последние годы особое внимание уделялось вопросам функционирования альтернативного пути. Выделена и исследована альтернативная оксидаза, выявлены факторы, влияющие на ее активность. Однако несмотря на это, мы находимся лишь на начальном этапе понимания физиологического значения и роли альтернативного дыхания.

Еще более сложными представляются вопросы регуляции дыхания на уровне целого растения. Значительный вклад в эту проблему внесла концепция функциональных составляющих дыхания, которая разрабатывалась интенсивно в 70—80-е годы. Количественные определения дыхательной цены роста, поддержания, транспорта, запасаения и реутилизации ассимилятов, поглощения ионов корнями позволили глубже понять закономерности углеродного баланса, а следовательно, и продукционного процесса в целом.

Установлено, что продуктивность и эффективность роста целого растения обусловлены дыхательной ценой процессов, осуществляемых в различных элементах донорно-акцепторной системы растений, среди которых наиболее энергоемкими являются затраты на формирование и поддержание донорной функции листьев. В дыхании окисляются преимущественно свежие ассимиляты. Долговременные запасы углерода используются на дыхание при их мобилизации для возобновления роста. В среднем за сутки в дыхании целого растения окисляется 40—60 % от ассимилированного в процессе

фотосинтеза углерода. В годичном цикле эта величина может достигать 80 %. Эти данные характеризуют дыхание как мощный метаболический акцептор углерода, превосходящий по своей емкости рост. Поэтому неудивительно, что накопление ценозами разной плотности одинаковой биомассы в конечном итоге обусловлено увеличением доли дыхания от фотосинтеза вследствие возрастания дыхательных трат на поддержание биомассы.

Необходимо отметить, что множественность взаимосвязей дыхания с процессами жизнедеятельности, ограничения методов разделения дыхания в сильной степени затруднили, а в ряде случаев сделали и просто невозможным разграничение дыхательных компонент. В результате трудно широко использовать показатели функциональных составляющих в селекционных и экологических программах. Определенные перспективы в этом плане открывают микрокалореспиromетрические исследования дыхания, позволяющие получить критерии для отбора генотипов на продуктивность и соответствие климату.

Внешние условия оказывают сильное влияние на физиолого-биохимические процессы в растениях. Дыхание как процесс, связанный с различными сторонами жизнедеятельности растений, и центральное звено общего метаболизма зависит от многих факторов среды. Следует ожидать, что в ряде случаев это влияние будет опосредовано через реакции процессов и функций, которые дыхание обеспечивает метаболитами и энергетическими эквивалентами. При изучении реакции дыхания важно также учитывать степень толерантности растений к стрессовым факторам, глубину и продолжительность их действия.

Реакция дыхания определяется прямыми или опосредованными эффектами стресса. Опосредованное действие чаще всего обусловлено изменениями скорости роста, вплоть до его прекращения, состава синтезируемой биомассы, синтезом стресс-метаболитов и веществ, необходимых для детоксикации или репарации клеточных повреждений. Некоторые факторы, например температура, оказывают прямое действие на активность дыхательных ферментов, состояние мембран и переносчиков электрон-транспортной цепи митохондрий.

В связи с ожидаемыми глобальными изменениями климата усиленно исследуются эффекты на растения повышенной концентрации CO_2 в атмосфере. По-видимому, в большинстве случаев можно ожидать уменьшения скорости дыхания на 20—30 % вследствие прямого подавления активности ключевых ферментов ЭТЦ митохондрий и снижения соотношения N/C в результате обогащения биомассы восстановленным углеродом.

Следует сказать, что, несмотря на значительный прогресс в понимании дыхания, многие физико-химические и особенно физиологические аспекты регуляции и организации дыхательной сети клеток, тканей и особенно целых растений остаются до конца не выясненными. На этом пути исследователей еще ждет немало открытий.

Литература

Абдурахманов А., Алексеева Л. Н. Зависимость дыхания пустынных растений от водообеспеченности тканей // Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент, 1975. С. 127—139.

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 330 с.

Алексеева Л. Н. Дыхание как фактор продуктивности некоторых растений Юго-Западных Кызылкумов // Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. Л., 1969. С. 119—125.

Алехина Н. Д., Харитонашвили Е. В., Ключкова А. И. Изменение содержания нитрата в растениях пшеницы в зависимости от температурных условий роста // Физиология растений. 1988. Т. 35, № 2. С. 303—311.

Андреева Т. Ф. Метаболизм углерода и азота при фотосинтезе и фотодыхании // Азотное и углеродное питание растений и их связь при фотосинтезе. Пущино, 1987. С. 20—38.

Андреева Т. Ф., Авдеева Т. А., Власова В. П. и др. Влияние азотного питания растений на структуру и функцию фотосинтетического аппарата // Физиология растений. 1971. Т. 18, № 4. С. 701—711.

Анисимов А. А., Конькова Е. А., Салина Л. А. Активность и спектр множественных молекулярных форм дыхательных ферментов кормовой свеклы при разных условиях азотного питания // Физиология и биохимия культ. растений. 1980. Т. 12, № 2. С. 151—157.

Арциховская Е. В., Рубин Б. А. Дыхание растений как приспособительная функция // Успехи соврем. биол. 1954. Т. 37, вып. 2. С. 136—157.

Батов А. Ю., Коренькова Н. В. Оценка специфичности Mg^{2+} -зависимой АТФазной активности цитоплазматических мембран корней кукурузы к ионам и ингибиторам // Ферменты, ионы и биоэлектрогенез у растений. Горький, 1984. С. 19—24.

Беденко В. П., Уразалиев Р. Н., Салимбаев А. Ц. К вопросу об оптимальной плотности агрофитоценозов озимой пшеницы // С.-х. биология. 1987, № 9. С. 7—11.

Березин Б. В. Дыхательный газообмен сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с ростом и формированием урожая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 21 с.

Бизяев Е. Ф. Реакция генотипов кукурузы на пониженную температуру и освещенность: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 22 с.

Бриллиант В. А. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М., 1949. 159 с.

Вавилов Н. И. Мировые ресурсы засухоустойчивых сортов. Избр. соч. М., 1966. С. 102—113.

Вечер А. С., Гончарик М. Н. Физиология и биохимия картофеля. Минск, 1973. 264 с.

Витола А. К. Реакция фондов углеводов в процессе адаптации к снижению интенсивности освещения // Адаптация физиолого-биохимических систем растений к перемене освещения. Рига, 1977. С. 32—34.

Витола А. К. Роль звена углеводного метаболизма растворимые углеводы—крахмал в адаптации растения к меняющейся интенсивности света // Адаптация физиолого-биохимических систем растений к перемене освещенности. Рига, 1980. С. 34—45.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений. Л., 1977. 256 с.

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., 1965. 305 с.

Вознесенский В. Л. Об углекислотном газообмене растений и его составляющих // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 50—64.

Вознесенский В. Л., Юдина О. С. Температурная зависимость дыхания длительно вегетирующих растений пустыни Каракумы // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1550—1556.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции. СПб., 1994. 80 с.

Гамалей Ю. В. Отток ассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 328—343.

Гармаш Е. В., Головки Т. К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 854—863.

Голик К. Н. Составляющие темнового дыхания льна в онтогенезе // С.-х. биология. 1986. № 3. С. 70—74.

Голик К. Н. Соотношение фотосинтеза и дыхания у льна // Физиология и биохимия культ. растений. 1988. Т. 20, № 3. С. 234—241.

Голик К. Н. Темновое дыхание растений. Киев, 1990. 136 с.

Голик К. Н., Гуляев Б. И., Теслюк Т. К. Дыхание яровой пшеницы в онтогенезе в связи с содержанием в биомассе белкового азота и углеводов // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 4. С. 714—721.

Голик К. Н., Гуляев Б. И., Теслюк Т. К. Соотношение фотосинтеза и дыхания у целых растений пшеницы в онтогенезе // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 24—30 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 94).

Головки Т. К. Дыхание клевера красного в условиях центральной зоны Коми АССР // Биологические исследования на Северо-Востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1975. С. 90—95.

Головки Т. К. Дыхание растений клевера красного // Физиолого-биохимические основы продуктивности клевера красного на Севере. Сыктывкар, 1978а. С. 51—62 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 37).

Головки Т. К. Критическая температура дыхания листьев клевера // Экология. 1978б, № 6. С. 79—81.

Головки Т. К. Дыхание растений // Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. Л., 1982. С. 54—70.

Головки Т. К. Количественное соотношение фотосинтеза и дыхания травянистых растений // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 6. С. 779—787.

Головки Т. К. Онтогенетические изменения дыхания в связи с продуктивностью картофеля // Физиологические основы продуктивности картофеля в Коми АССР. Сыктывкар, 1984. С. 50—61 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 64).

Головко Т. К. Дыхание и продуктивность овса // Физиолого-биохимические аспекты продуктивности овса в условиях Коми АССР. Сыктывкар, 1985а. С. 41—57 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 75).

Головко Т. К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе растений // Физиология растений. 1985б. Т. 32, вып. 5. С. 1004—1013.

Головко Т. К. Затраты на дыхание клубней картофеля // Физиология растений. 1986. Т. 32, № 2. С. 387—390.

Головко Т. К. Дыхание и продуктивность клевера красного, овса и картофеля // Физиология и биохимия культ. растений. 1987. Т. 19, № 4. С. 334—342.

Головко Т. К. Соотношение фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе некоторых видов культурных растений // Фотосинтез и продукционный процесс. Свердловск, 1988. С. 118—124.

Головко Т. К. Продуктивность райграса однолетнего в посевах разной плотности // Физиология и биохимия культ. растений. 1989. Т. 21, № 5. С. 474—479.

Головко Т. К. Дыхание в системе донорно-акцепторных отношений растений: Тез. докл. Второго съезда Всесоюз. об-ва физиологов растений. Минск, 1990а. М., 1990. С. 25.

Головко Т. К. Фотосинтез и дыхание в связи с клубнеобразованием у картофеля // Регуляция роста и развития картофеля. М., 1990б. С. 13—20.

Головко Т. К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1993. 35 с.

Головко Т. К. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 632—640.

Головко Т. К., Гармаш Е. В. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 2. Соотношение фотосинтеза и дыхания как показатель продуктивности и адаптивных реакций растений // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 864—872.

Головко Т. К., Гармаш Е. В., Куренкова С. В. и др. Рапонтник сафлоровидный в культуре на европейском Северо-Востоке (эколого-физиологические исследования). Сыктывкар, 1996. 140 с.

Головко Т. К., Добрых Е. В. Связь дыхания с содержанием азота в биомассе райграса однолетнего // Физиология растений. 1993. Т. 40, вып. 2. С. 61—65.

Головко Т. К., Куренкова С. В. Дыхание и продуктивность райграса однолетнего в посевах разной плотности // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 12—23 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 94).

Головко Т. К., Куренкова С. В., Табаленкова Г. Н. и др. Физиология продуктивности райграса однолетнего. Сыктывкар, 1992. 127 с.

Головко Т. К., Лавриненко О. В. Связь дыхания с содержанием неструктурных углеводов в растениях райграса однолетнего при затенении // Физиология растений. 1991. Т. 38, вып. 4. С. 693—699.

Головко Т. К., Лавриненко О. В. Влияние плотности популяции райграса однолетнего на листовую поверхность и продукционный процесс // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 331—337.

Головко Т. К., Некучаева Е. В., Табаленкова Г. Н., Швецова В. М. Рост, CO₂-газообмен и белковый обмен листьев в онтогенезе картофеля // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 109—117.

Головко Т. К., Табаленкова Г. Н. Использование ассимилятов для роста и дыхания в растениях *Lolium multiflorum* Lam. // Физиология растений. 1994. Т. 45, № 5. С. 713—719.

Джеймс В. Дыхание растений. М., 1956. 439 с.

Долотовский И. М. Генетико-селекционные аспекты взаимовлияния растений. Уфа, 1987. 103 с.

Дымова О. В., Головко Т. К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans*) // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 521—528.

Ждан-Пушкина С. М. Основы роста культур микроорганизмов. Л., 1983. 188 с.

Жолкевич В. Н. О некоторых проблемах биоэнергетики // Изв. АН СССР. 1963. Сер. биол. № 4. С. 562—573.

Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., 1968. 230 с.

Жолкевич В. Н., Холлер В. Н., Рогачева А. Я. О соотношении между дыханием и теплоотдачей в растущих листьях // Докл. АН СССР. 1964. Т. 158, № 5. С. 1213—1216.

Заленский О. В. О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 11. С. 1674—1690.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза (Тимирязевские чтения; Т. 37). Л., 1977. 56 с.

Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комарова А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений. М., 1988. 181 с.

Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. и др. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент, 1971. 262 с.

Зеленский М. И. Полярографическое определение кислорода в исследованиях по фотосинтезу и дыханию. Л., 1986. 140 с.

Иванов В. Н., Хавкин Э. Е. Формирование ферментного аппарата дыхания в растущих клетках. 4. Состав митохондриальных белков, синтезируемых в формирующихся и прорастающих семенах кукурузы // Онтогенез. 1976. Т. 7, № 5. С. 512—520.

Иванов Л. А., Коссович Л. Н. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород. 1. Сосна // Журн. рус. ботан. об-ва. 1930. Т. 15, № 3. С. 196—240.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—163.

Измайлов С. Ф. Азотный обмен в растениях. М., 1986. 320 с.

Кайбейянен Э. Л., Семихатова О. А. Отношение дыхания к gross-фотосинтезу у растений *Oxuria digyna* (Polygonaceae) в течение вегетационного периода в различных условиях произрастания // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 489—496.

Каллис А., Сыбер А., Тооминг Х. Связь фотосинтеза и проводимости CO_2 с удельной плотностью листьев и селекция сортов с максимальной продуктивностью // Экология. 1974. № 2. С. 5—9.

Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991. 415 с.

Конькова Е. А., Анисимов А. А., Шумова Т. В. Соотношение гликолитического и пентозофосфатного путей дыхания у кормовой свеклы при разных условиях азотного питания // Передвижение веществ у растений в

связи с метаболизмом и биофизическими процессами. Горький, 1975. С. 72—77.

Костюк В. И. Некоторые особенности фотосинтеза и дыхания картофеля в условиях Заполярья // Бюл. ВИР. 1978. Вып. 78. С. 54—56.

Кошкин Е. И. Взаимосвязь углеродного и азотного метаболизма как один из факторов регуляции продукционного процесса растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1992. 44 с.

Кумаков В. А., Игошин А. П., Игошина Г. Ф., Мазманиди А. Г. Трофическое обеспечение наливающегося зерна яровой пшеницы // С.-х. биология. 1991. № 5. С. 3—15.

Кумаков В. А., Игошин А. П. Физиологические основы селекции на продуктивность зерновых культур в условиях засухи // Физиологические основы селекции растений. СПб., 1995. С. 440—466.

Куперман И. А. К построению принципиальной схемы саморегуляции темпа накопления биомассы у надземных растений // Рост, развитие и устойчивость растений. Иркутск, 1969. С. 30—35.

Куперман И. А. Использование кривых температурной зависимости дыхания для выделения «ростовой составляющей» дыхательного газообмена // Газометрическое исследование фотосинтеза и дыхания растений. Тарту, 1976. С. 80—82.

Куперман И. А. Минеральное питание, дыхание и продуктивность растений: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. Новосибирск, 1984. 37 с.

Куперман И. А., Бочков Г. А. Установка для измерения газообмена биологических объектов // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук. 1972. № 15, вып. 3. С. 120—126.

Куперман И. А., Хитрово Е. В. Динамика некоторых составляющих массообмена пшеницы при прогрессирующей почвенной засухе // Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, 1973. С. 94—129.

Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений. Новосибирск, 1977. 183 с.

Куперман И. А., Хитрово Е. В., Маслова И. Я. К исследованию причин снижения продуктивности растений при избытке азота // Физиология и биохимия культ. растений. 1983. Т. 15, № 5. С. 419—426.

Куперман И. А., Хитрово Е. В., Семихатова О. А. Сопоставление методов разделения дыхания на составляющие // Физиология и биохимия культ. растений. 1981. Т. 13, № 6. С. 563—576.

Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 437—447.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Лавриненко О. В., Мустафина В. В., Корбут А. Г., Головкин Т. К. Влияние плотности популяции райграса однолетнего на рост и содержание углеводов и азота в биомассе // Эколого-физиологические факторы продуктивности культурных растений на Севере. Сыктывкар, 1990. С. 58—68 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 107).

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.

Леина Г. Л., Юдина О. С. Дыхание и его роль в продукционном процессе двух сортов яровой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. 1982. Т. 14, № 5. С. 491—497.

Май В. В., Андреева Т. Ф., Ничипорович А. А. Рост и газообмен горчицы сарептской в отсутствие экзогенного азота // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 2. С. 244—253.

Май В. В., Головки Т. К. Дыхание корней в растворах солей // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 82—88 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 94).

Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. Фотосинтез и дыхание подростка. М., 1970. 184 с.

Маркаров А. М., Головки Т. К., Табаленкова Г. Н. Влияние фотопериода на морфофункциональные характеристики трех видов картофеля // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 1. С. 40—45.

Минкевич И. Г. Материально-энергетический баланс живой клетки // Прикладная биохимия и микробиология. 1996. Т. 32, № 1. С. 100—109.

Михайлова Т. П., Давиденко Р. Г., Беда В. Е. К вопросу об изменчивости листьев табака в онтогенезе // Физиология растений. 1971. Т. 18, вып. 2. С. 314—321.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 194 с.

Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты: Учебник. М., 1992. 320 с.

Молдау Х. А. Авторегуляция продукционного процесса растений при водном дефиците: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. М., 1984. 44 с.

Молдау Х. А., Сыбер Я. Х., Рахи М. О. Компоненты темнового дыхания фасоли при дефиците воды // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 1. С. 5—10.

Мурей И. А. Скорость роста растений в посевах при их загущении // Физиология растений. 1974. Т. 21, № 6. С. 1265—1275.

Мурей И. А. Затраты на дыхание в период вегетативной фазы роста томатов // Физиология растений. 1976. Т. 23, вып. 5. С. 964—971.

Мурей И. А. Кинетика фотосинтеза и дыхания кукурузы после темнового периода // Физиология растений. 1984а. Т. 31, № 3. С. 433—441.

Мурей И. А. Размер метаболических пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях растения // Физиология растений. 1984б. Т. 31, вып. 5. С. 864—873.

Мурей И. А. Параметры интегральных пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях растения // Физиология растений. 1984в. Т. 31, вып. 6. С. 1049—1058.

Мурей И. А., Величков Д. К. Скорость видимого фотосинтеза и дыхания у подсолнечника и кукурузы // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 6. С. 1109—1118.

Мурей И. А., Ничипорович А. А. Зависимость общего сухого веса растений посевов от величины ценотического взаимодействия (математическое описание действия загущенности в посевах) // Физиология растений. 1974. Т. 21, вып. 1. С. 12—17.

Мурей И. А., Рахманкулова З. Ф. Соотношение фотосинтеза и составляющих дыхания у сахарной свеклы в вегетативную фазу роста // Физиология растений. 1990. Т. 37, № 3. С. 462—467.

Мурей И. А., Шульгин И. А. Физиологический анализ приходящей ФАР к растению // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 7. С. 962—973.

Мурей И. А., Шульгин И. А. Об адаптациях и архитектонике физиологических процессов в целом растении // Биол. науки. 1979. № 12 (192). С. 5—21.

Назаров С. К., Головки Т. К. Поглощение, распределение и использование меченого углерода многолетними злаками в годичном цикле // Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. Л., 1982. С. 41—53.

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Составляющие темнового дыхания у гидрофильных злаков Арктики и Субарктики // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988. С. 64—74 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 94).

Наумов А. В. Дыхание корневых систем // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 8. С. 1099—1113.

Наумов А. В. Дыхательный газообмен и продуктивность степных фитоценозов. Новосибирск, 1988. 94 с.

Некрасова Г. Ф., Мокроносов А. Т. Формирование структур и метаболических систем фотосинтеза в онтогенезе листа картофеля // Физиология картофеля. Свердловск, 1985. С. 5—15.

Ниловская Н. Т., Смирнов М. О. Влияние факторов среды на компоненты темнового дыхания пшеницы // Физиология растений. 1983. Т. 30, вып. 6. С. 1077—1082.

Ничипорович А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. М., 1956. 93 с.

Обручева Н. В., Ковалев А. Г. О физиологической интерпретации сигмоидных кривых роста органов растений // Физиология растений. 1979. Т. 26, вып. 5. С. 1029—1043.

Палладин В. М. Значение дыхательных пигментов в окислительных процессах растений и животных // Изв. Имп. Рос. академии наук. Сер. VI. 1912. Т. 6, № 5. С. 437.

Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. Л., 1991. 239 с.

Пухальская Н. В. Закономерности формирования продуктивности зерновых культур при изменении уровня углеродного и азотного питания в оптимальных и экстремальных условиях выращивания: Автореф. дис. д-ра биол. наук. М., 1997. 45 с.

Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. М., 1987. 160 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1992. 350 с.

Рогаченко А. Д., Гуляев Б. И., Прядкина Г. А., Ференц А. Ф. Динамика масс отдельных органов гибридов кукурузы в условиях ценотического взаимодействия растений // Физиология и биохимия культ. растений. 1988. Т. 20, № 4. С. 330—338.

Романова Е. Ю., Коробочкина Л. В. Изменение ультраструктуры и активности митохондрий листьев ячменя в условиях азотного дефицита // Физиология растений. 1981. Т. 28, вып. 4. С. 789—796.

Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев / Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Коваль А. Т. и др. М., 1993. 256 с.

Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений. М., 1974. 511 с.

Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М.; Л., 1940. 307 с.

Сабинин Д. А. О внутривидовой борьбе в искусственных и естественных насаждениях растений // Внутривидовая борьба у животных и растений. М., 1947. С. 33—46.

Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., 1955. 474 с.

Савич Л. В. Взаимосвязь дыхательного газообмена с некоторыми компонентами углеводно-белкового обмена и продуктивностью кукурузы: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1989. 22 с.

Семихатова О. А. Об изменениях дыхания растений Восточного Памира от резкой смены температуры // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 4. 1956. Вып. 11. С. 62—96.

Семихатова О. А. Обзор методов и основные принципы экологического изучения дыхания наземных растений // Полевая геоботаника. 1959. Т. 1. С. 312—364.

Семихатова О. А. Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. Л., 1967. 95 с.

Семихатова О. А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 8. С. 1069—1084.

Семихатова О. А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 5. С. 1105—1117.

Семихатова О. А. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 8. С. 1025—1035.

Семихатова О. А. Разложение дыхания на функциональные составляющие. Исторический аспект // Дыхательный газообмен растений в посевах и природных фитоценозах. Сыктывкар, 1988а. С. 5—11 (Тр. Коми НЦ УрО АН СССР, № 94).

Семихатова О. А. Соотношение фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе растений // Фотосинтез и продукционный процесс. М., 1988б. С. 98—109.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л., 1990. 72 с.

Семихатова О. А. Влияние температуры на дыхание растений // Дыхание растений: физиологические и экологические аспекты. Сыктывкар, 1995. С. 123—125.

Семихатова О. А. Оценка адаптационной способности растений на основании исследований темнового дыхания // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 1. С. 142—148.

Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений // Экология. 1979. № 3. С. 13—22.

Семихатова О. А., Денько Е. И. О воздействии температуры на дыхание листьев растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 4. 1960. Вып. 14. С. 113—137.

Семихатова О. А., Заленский О. В. Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания // Физиология фотосинтеза. М., 1982. С. 130—145.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головкин Т. К. Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений // Физиология растений. 1979. Т. 26, вып. 5. С. 1083—1102.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Леина Г. Д., Васильковский М. Д. Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 6. С. 848—858.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Юдина О. С. Дыхательная цена произрастания растений в условиях засоления // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 4. С. 558—566.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 450—461.

Семихатова О. А., Чулановская М. В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза у растений. М.; Л., 1965. 168 с.

Скулачев В. П. Энергетика биологических мембран. М., 1989. 564 с.

Скулачев В. П. Законы биоэнергетики // Соросовский образоват. журн. 1997. № 1. С. 9—14.

Смирнов А. И. Изменение дыхания листьев табака с возрастом // Тр. Гос. ин-та табаководства. Краснодар, 1928. С. 12—19.

Сукачев В. Н. О влиянии борьбы за существование между растениями на их развитие // Докл. АН СССР. 1947. Т. 30, № 8. С. 752—755.

Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимодействиях среди растений // Ботан. журн. 1953. Т. 38, № 1. С. 57—96.

Сукачев В. Н. Основы лесной типологии и биоценологии. Л., 1972. Т. 1. 419 с.

Строгонова Л. Е. О величине расхода органических веществ на дыхание в различных условиях минерального питания растений // Физиология растений. 1968. Т. 15, вып. 2. С. 272—280.

Тодария Н. П. Дыхание горных растений // Ботан. журн. 1987. Т. 22, № 6. С. 731—738.

Толмачев И. М. Задачи исследования в области дыхательно-ассимиляционного комплекса растений и урожайности // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. 1955. Т. X. С. 192—196.

Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л., 1977. 200 с.

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. Л., 1984. 264 с.

Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Бизяев Е. Ф., Моторина М. В. Формирование продуктивности у разных экотипов кукурузы при загущении // Изв. ТСХА. 1987, № 4. С. 99—106.

Фаминцын А. С. Обмен веществ и превращения энергии в растениях. СПб., 1883. 816 с.

Филлипова Л. А., Мамушина Н. С., Зубкова Е. К. Развитие представлений о взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 168—183.

Хитрово Е. В., Куперман И. А. Влияние водного дефицита при прогрессирующей почвенной засухе на дыхательный газообмен пшеницы // Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, 1973. С. 62—77.

Чиркова Т. В. Пути адаптации растений к гипоксии и аноксии. Л., 1988. 245 с.

Чмора С. Н., Егоров В. П., Алехин В. И. Исследование газообмена листьев растений на свету и дыхания при переходе свет—темнота по двум газам — CO_2 и O_2 . 1. Отношение кислорода и углекислого газа на свету и дыхание при переходе свет—темнота в онтогенезе донорной функции листьев C_3 - и C_4 -растений // Физиология растений. 1992. Т. 39, вып. 4. С. 775—875.

Чмора С. Н., Слободская Г. А. Взаимосвязь дыхания на свету с фотосинтезом и транспортом ассимилятов // Фотосинтез и продукционный процесс. М., 1988. С. 126—132.

Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е. Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуре // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 588—598.

Шатилов И. С., Назарян Г. Х. Интенсивность дыхания подземных органов картофеля в полевых условиях // Докл. ВАСХНИЛ. 1978, № 11. С. 8—9.

Швецова А. М. Изменение показателей водного режима в онтогенезе растений клевера красного // Физиолого-биохимические основы продуктивности клевера красного на Севере. Сыктывкар, 1978. С. 104—122 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 37).

Швецова В. М. Фотосинтез и продуктивность сельскохозяйственных растений на Севере. Л., 1987. 94 с.

Шевелуха В. С., Маханько Л. П. Суточная периодичность и ритмичность роста надземных органов и клубней картофеля в полевых условиях // Вопросы морфологии роста и развития растений // Сб. науч. тр. Белорус. с.-х. академии. Горки, 1971. Т. 78. С. 5.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 286 с.

Штокер О. Физиологические и морфологические изменения в растениях, обусловленные недостатком воды // Растения и вода. Л., 1967. С. 128—202.

Шугаев А. Г., Выхребенцева Э. И., Шугаева Н. А. Сезонные изменения активности митохондриальных оксидаз в высечках из взрослых листьев сахарной свеклы, определяемые с помощью традиционных методов ингибиторного анализа // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 5. С. 670—678.

Юдина О. С., Леина Г. Д., Березин Б. В. Температурная зависимость дыхания некоторых сортов яровой пшеницы среднего Поволжья // Физиология и биохимия культ. растений. 1983. Т. 15, № 4. С. 315—321.

Якушев Б. И., Рахтенко И. Н., Мартинович Б. С. Межвидовые и внутривидовые отношения растений в искусственных фитоценозах. Минск, 1987. 175 с.

Якшина А. М. К методике определения интенсивности дыхания у лесного подроста // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 1. С. 83—92.

Якшина А. М. Опыты по определению интенсивности дыхания корней у древесных пород в полевых условиях // Проблемы физиологии и биохимии древесных растений. Красноярск, 1974. С. 51—52.

Adams C. A., Rinnie R. W. Interactions of phosphoenolpyruvate carboxydase and pyruvic kinase in developing soybean seeds // Plant, Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 1011—1021.

Aharoni N., Lieberman M., Sisler H. D. Pattern of ethylene production in senescing leaves // Plant Physiol. 1979. Vol. 64, N 5. P. 796—800.

Alberda Th. The influence of temperature, light intensity and nitrate concentration on dry-matter production and chemical composition of *Lolium perenne* L. // Neth. J. Agr. Sci. 1965. Vol. 13, N 4. P. 335—360.

Alten F., Goeze G. Zur Messung der Assimilationsintensität an Gramineen // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1938. Bd 61. S. 132—142.

Amthor J. S. Evolution and applicability of whole plant respiration model // J. Theor. Biol. 1986. Vol. 122, N 4. P. 473—490.

Amthor J. S. Respiration and crop productivity. New York etc., 1989. 204 p.

Amthor J. S. Respiration in a future, higher-CO₂ world // Plant, Cell, Environ. 1991. Vol. 14, N 1. P. 13—20.

Andre M., Massimino D., Daguesnet A. Daily patterns under the cycle of a maize crop. I. Photosynthesis, transpiration, respiration // Physiol. plant. 1978. Vol. 43, N 4. P. 397—403.

Anekonda T. S., Criddle R. S., Hansen L. D. New methods for early selection and development of plant genotypes for rapid biomass production // Bioenergy'94. Proc. 6th National Bioenergy conf. Vol. 2. Nevada, 1994. P. 665—672.

Ap Rees T. Assessment of the contribution of metabolic pathway to plants respiration // The Biochemistry of Plants. Vol. 2. Metabolism and Respiration. New York, 1980. P. 1—29.

Ap Rees T. Organization of glycolysis and the oxidative pentose phosphate pathways in plants // Higher Plant Cell Respiration. Berlin, 1985. P. 391—417.

Ap Rees T., Bryce J. H., Wilson P. M., Green J. Y. Role and localization of NAD-malic enzyme in thermogenic tissues of Araceae // Arch. Biochem. Biophys. 1983. Vol. 227. P. 511—521.

Austin R. B., McLean M. S. Some effects of temperature on the rates of photosynthesis and respiration of *Phaseolus vulgaris* L. // Photosynthetica. 1972. Vol. 6, N 1. P. 41—50.

Azcon-Bieto J., Osmond C. B. Relationship between photosynthesis and respiration. The effects of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves // Plant Physiol. 1983. Vol. 71. P. 574—581.

Azcon-Bieto J., Lambers H., Day D. A. Respiratory properties of developing bean and pea leaves // Austral. J. Plant Physiol. 1983. Vol. 10. P. 237—245.

Bahr J. T., Bonner W. D. Cyanid insensitive respiration. II. Control of the alternative pathways // J. Biol. Chem. 1973. Vol. 248. P. 3446—3450.

Barneix A. J., Breteler H., Geijn S. C. van der. Gas and ion exchanges in wheat roots after nitrogen supply // Physiol. plant. 1984. Vol. 61, N 3. P. 357—362.

Barnell H. Analytical studies in plant respiration. VII. Aerobic respiration in barley seedlings and its relation to growth and carbohydrate supply // Proc. Roy. Soc. London B. 1937. Vol. 123. P. 321—342.

Barnes A., Hole C. C. A theoretical basis of growth and maintenance respiration // Ann. Bot. 1978. Vol. 42, N 182. P. 1217—1221.

Bauer H., Larcher W., Walker R. S. Influence of temperature stress on CO₂-gas exchange // Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge, 1975. Vol. 3. P. 557—586.

Bauer Ph. Geben abgeschnittene Blätter physiologisch richtig assimilation Werte // Planta. 1935. Vol. 24, N 3. P. 446—453.

Bazzaz F. A. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1990. Vol. 21. P. 167—196.

Beevers H. Respiratory metabolism in higher plants. New York; Evanston, 1961. 232 p.

Beevers H. Respiration in plants and its regulation // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP Tech. Meeting, Trebon. Wageningen, 1970. P. 209—214.

Beevers H. Conceptual development in metabolic control, 1924—1974 // Plant Physiol. 1974. Vol. 54. P. 437—442.

Bergareche C., Simon E. Nitrate reductase activity and nitrate content under two forms and three levels of nitrogen nutrition in *Lolium perenne* L. // J. Plant Physiol. 1988. Vol. 132, N 1. P. 28—33.

Biscoe P. V., Scott R. K., Monteith J. L. Barley and its environment. III. Carbon budget of the stand // J. Appl. Ecol. 1975. Vol. 12, N 1. P. 269—293.

Blacquiere T., Lambers H. Growth, photosynthesis, and respiration in *Plantago coronopus* as affected by salinity // Physiol. plant. 1981. Vol. 51. P. 265—269.

Bloom A., Epstein E. Varietal differences in salt-induced respiration in barley // Plant Sci. Lett. 1984. Vol. 35, N 1. P. 1—3.

Borrell A. K., Incoll L. D., Simpson R. J., Dalling M. J. Partitioning of dry matter and the deposition and use of stem reserves in a semi-dwarf wheat crop // Ann. Bot. 1989. Vol. 63, N 5. P. 527—539.

Bowes G. Growth at elevated CO₂: Photosynthetic responses mediated through Rubisco // Plant, Cell, Environ. 1993. Vol. 14, N 8. P. 795—806.

Bowman E. J., Ikuma H., Stein H. J. Citric acid cycle activity in mitochondria isolated from mung bean hypocotyls // *Plant Physiol.* 1976. Vol. 58. P. 426—432.

Brady C. J. Changes accompanying growth and senescence and effect of physiological stress // *Chemistry and biochemistry of herbage*. London; New York, 1973. Vol. 2. P. 317—361.

Breeze V., Elston J. Some effects of temperature and substrate content upon respiration and the carbon balance of field beans (*Vicia faba* L.) // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 180. P. 863—876.

Breidenbach R. W., Saxton M. J., Hansen L. D., Criddle R. S. Heat generation and dissipation in plants: Can the alternative oxidation phosphorylation pathway serve a thermoregulatory role in plant tissues other than specialized organs // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 114. P. 1137—1140.

Briskin D. P. Plasma membrane H^+ -transporting ATP-ase: Role in potassium ion transport // *Physiol. plant.* 1986. Vol. 68, N 1. P. 159—163.

Brouwer R. Root growth of grasses and cereals // *The growth of cereals and grasses*. London, 1966. P. 153—166.

Bunce J. A. Short- and longterm inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide // *Ann. Bot.* 1990. Vol. 65, N 6. P. 637—642.

Bunce J. A. Responses of respiration to increasing atmospheric carbon dioxide concentrations // *Physiol. plant.* 1994. Vol. 90, N 2. P. 427—430.

Bunce J. A., Caulfield F. Reduced respiratory carbon dioxide efflux during growth at elevated carbon dioxide in three herbaceous perennial species // *Ann. Bot.* 1991. Vol. 67. P. 325—330.

Bunce J. A., Ziska L. H. Responses of respiration to increases in carbon dioxide concentration and temperature in three soybean cultivars // *Annu. Bot.* 1996. Vol. 77. P. 507—514.

Burnell H. R. Analytic studies in plant respiration. VII. Aerobic respiration in barley seedlings and its relation to growth and carbohydrate supply // *Proc. Roy. Soc. London B.* 1973. Vol. 123. P. 323.

Cary J. M. Photosynthesis of sugarbeets under N and P stress: field measurements and carbon balance // *Agron. J.* 1977. Vol. 69, N 5. P. 739—744.

Čatský J., Ticha I., Solarova J. Ontogenetic changes in the internal limitation to bean-leaf photosynthesis. 1. Carbon dioxide exchange and conductances for carbon dioxide transfer // *Photosynthetica.* 1976. Vol. 10, N 4. P. 394—402.

Ceulemans R. J. Genetic variation in functional and structural productivity components in *Populus* // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. The Hague, 1989. P. 69—85.

Challa H. An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber. Wageningen, 1976. 88 p.

Chanter D. O. Fitting a linear relationship between specific respiration and growth rates using time-course data // *J. Appl. Ecology.* 1977. Vol. 14. P. 269—278.

Chapman E. A., Graham D. The effect of light on the tricarboxylic acid cycle in green leaves. II. Intermediary metabolism and the location of control points // *Plant Physiol.* 1974. Vol. 53. P. 886—892.

Cheeseman J. M. Mechanisms of salinity tolerance in plants // *Plant Physiol.* 1988. Vol. 87, N 3. P. 547—550.

Clarkson D. T. Factors affecting mineral nutrition acquisition by plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1985. Vol. 36. P. 77.

Clay K., Shaw R. An experimental demonstration of density dependent reproduction in a natural population of *Diamopha smalli*, a rare annual // *Oecologia* (Berlin). 1981. Vol. 51. P. 1—6.

Coggeshall B. M., Hodges H. F. The effect of carbohydrate concentration on the respiration rate of soybean // *Crop Sci.* 1980. Vol. 2, N 1. P. 86—90.

Coker G. T., Schubert K. R. Carbon dioxide fixation in soybean roots and nodules. 1. Characterization and comparison with N₂ fixation and composition of xylem exudate during early nodule development // *Plant Physiol.* 1981. Vol. 67. P. 691—696.

Colvill K. E., Marshall C. The patterns of growth, assimilation of CO₂ and distribution of ¹⁴C-assimilates within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density // *Ann. Appl. Biol.* 1981. Vol. 99, N 2. P. 179—190.

Constable G. A., Rawson H. M. Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton // *Austral. J. Plant Physiol.* 1980. Vol. 7, N 1. P. 89—100.

Coulson C. L., Christy A. L., Cataldo D. N., Swanson C. A. Carbohydrate translocation in sugar beet petioles in relation to petiolar respiration and adenosin 5'-triphosphate // *Plant Physiol.* 1972. Vol. 49, N 6. P. 919—923.

Criddle R. S., Fontana A. J., Rank D. R. et al. Simultaneous measurement of metabolic heat rate, CO₂ production and O₂ consumption by microcalorimetry // *Anal. Biochem.* 1991. Vol. 194. P. 413—417.

Criddle R. S., Hopkin M. S., McArthur E. D., Hansen L. D. Plant distribution and the temperature coefficient of metabolism // *Plant, Cell, Environ.* 1994. Vol. 17. P. 233—243.

Criddle R. S., Anekonda T. S., Breidenbach R. W., Hansen L. D. Site-fitness and growth-rate selection of *Eucalyptus* for biomass production // *Thermochim. acta.* 1995. Vol. 251. P. 335—349.

Criddle R. S., Breidenbach R. W., Fontana A. J. et al. Plant respiration responses to climate determine geographic distribution // *Russian J. Plant. Physiol.* 1996. Vol. 43, N 6. P. 698—704.

Criddle R. S., Smith B. N., Hansen L. D. A respiration based description of plant growth rate responses to temperature // *Planta.* 1997. Vol. 201. P. 441—445.

Cutter E. A. Structure and development of potato plant // *The potato crop. The scientific basis improvement.* London, 1978. P. 70—152.

Dale J. E. The carbon relations of the developing leaf // *Control of leaf growth.* Cambridge, 1985. P. 135—153.

Dale J. E., Milthorpe F. L. General features of the production and growth of leaves // *The growth and functioning of leaves.* Cambridge, 1983. P. 70—152.

Damisch W. Die Photosynthese in der Kornfullungs periode und ihre Bosiohung zum Stoffszuwachs bei Winterweizen // *Photosynthetica.* 1974. Vol. 8, N 4. P. 368—374.

Davies D. D. The central role of phosphoenolpyruvate in plant metabolism // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1979. Vol. 30. P. 131—158.

Day D. A., Wiskich J. T. Factors limiting respiration by isolated cauliflower mitochondria // *Phytochemistry.* 1977. Vol. 16. P. 1499—1502.

Day D. A., Arron G. P., Laties G. G. Nature and control of respiratory pathways in plants: the interaction of cyanide-resistant respiration with the cyanide-sensitive pathway // *The biochemistry of Plants.* Vol. 2. Metabolism and respiration. New York, 1980. P. 197—224.

Day D. A., Vos de O. C., Wilson D., Lambers H. Regulation of respiration in the leaves and roots of two *Lolium perenne* populations with contrasting

mature leaf respiration rates and crop yields // *Plant Physiol.* 1985. Vol. 78. P. 678—683.

Donald C. M. Competition for light in crop and pastures // *Mechanisms in biological competition* // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1961. Vol. 15. P. 282—287.

Donald C. M. Competition among crop and pasture plants // *Adv. Agron.* 1963. Vol. 15. P. 1—118.

Drake B. G., Gonzalez-Meller M. A., Long S. P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂ // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 609—639.

Dry I. B., Wiskich J. T. Role of the external adenosine triphosphate/adenosine diphosphate ratio in the control of plant mitochondrial respiration // *Arch. Biochem. Biophys.* 1982. Vol. 217. P. 72—79.

Dry I. B., Day D. A., Wiskich J. T. Preferential oxidation of glycine by the respiratory chain of pea leaf mitochondria // *FEBS Lett.* 1983. Vol. 158. P. 154—158.

Dry I. B., Moore A. L., Day D. A., Wiskich J. T. Regulation of alternative pathway activity in plant mitochondria: nonlinear relationship between electron flux and the redox poise of the quinone pool // *Arch. Biochem. Biophys.* 1989. Vol. 273. P. 148—157.

Duffus C. M. Metabolism of reserve starch // *Storage carbohydrates in vascular plants.* Cambridge, 1984. P. 231—252.

Dvorakova-Hladka J. Respiration of intact and damaged plants of *Spirodela oligorhiza* SCHL // *Biol. plant. Acad. sci. bohemosl.* 1964. Vol. 6, N 3. P. 198—201.

Dzieciol U., Michalczyk L., Antoszewski R. Respiratory losses of photosynthates in the process of translocation // *Acta physiol. plant.* 1982. Vol. 4, N 3—4. P. 129—138.

Earnshaw M. J., Cooke F. The role of cations in the regulation of electron transport // *The physiology and biochemistry of plant respiration.* Cambridge, 1984. P. 177—182.

Eliasson L. The connection between the respiratory gradient and the growth rate in wheat roots // *Physiol. plant.* 1955. Vol. 8, N 2. P. 374—388.

Elthon T. E., McIntosh L. Identification of the alternative terminal oxidase of higher plant mitochondria // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1987. Vol. 84. P. 8399—8403.

Elthon T. E., Stewart C. R., McCoy C. A., Bonner W. D. J. Alternative respiratory capacity in plant mitochondria. Effect of growth temperature, the electrochemical gradient, and assay pH // *Plant Physiol.* 1986. Vol. 80. P. 378—383.

Elthon T. E., Nickers R. L., McIntosh L. Monoclonal antibodies to the alternative oxidase of higher plant mitochondria // *Plant Physiol.* 1989. Vol. 89. P. 1311—1317.

Evans J. R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Physiol.* 1983. Vol. 72, N 2. P. 297—302.

Evans J. P. Photosynthesis — the dependence on nitrogen partitioning // *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.* The Hague, 1989. P. 159—174.

Evans L. T. Crops and world food supply, crop evolution and the origin of crop physiology // *Crop physiology. Some case histories.* New York, 1975. P. 1—22.

Evans L. T., Dunstone R. L. Some physiological aspects of evolution in wheat // *Austral. J. Biol. Sci.* 1970. Vol. 23, N 4. P. 725—741.

Evans L. T., Wardlaw I. F., Fischer R. A. Wheat // Crop physiology. Some case histories. New York, 1975. P. 101—149.

Evenari M., Lange O. L., Schulze E.-D. et al. Net photosynthesis, dry matter production, and phenological development of apricot trees (*Prunus armeniaca* L.) cultivated in the Negev Highlands (Israel) // Flora. 1977. Vol. 166. P. 383—414.

Fader G. M., Koller H. R. Relationships between respiration rate and carbohydrate pools of the soybean fruit // Plant Physiol. 1984. Vol. 75, N 3. P. 694—699.

Farrar J. F. Allocation of carbon to growth, storage and respiration in vegetative barley plant // Plant, Cell, Environ. 1980. Vol. 3, N 1. P. 97—105.

Farrar J. F. Respiration rate of barley roots: its relation to growth, substrate supply and the illumination of the shoot // Ann. Bot. 1981. Vol. 48, N 1. P. 53—63.

Farrar J. F. Fluxes of carbon in roots of barley plants // New Phytol. 1985a. Vol. 99, N 1. P. 57—69.

Farrar J. F. The respiratory source of CO₂ // Plant, Cell, Environ. 1985b. Vol. 8, N 6. P. 427—438.

Farrar J. F., Jones C. L. Modification of respiration and carbohydrate status of barley roots by selective pruning // New Phytol. 1986. Vol. 102. P. 513—521.

Farrar J. F., Williams M. L. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning // Plant, Cell, Environ. 1991. Vol. 14, N 8. P. 819—830.

Farrar S. C., Farrar J. F. Fluxes of carbon compounds in leaves and roots of barley plants // Regulation of sources and sinks in crop plants. Bristol, 1985. P. 67—86.

Fellow R. J., Geiger D. R. Structural and physiological changes in sugar beet leaves during sink to source transition // Plant Physiol. 1974. Vol. 54, N 6. P. 877—885.

Field C., Mooney H. A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants // On the economy of form and function. Cambridge, 1986. P. 25—55.

Finnegan P. M., Whelan J., Millar A. H. et al. Differential expression of the multigene family encoding the soybean mitochondrial alternative oxidase // Plant Physiol. 1997. Vol. 114. P. 455—466.

Flinn A. M., Atkins C. A., Pate J. S. The significance of photosynthesis and respiratory exchanges in carbon economy of the developing pea fruit // Plant Physiol. 1977. Vol. 60, N 3. P. 412—418.

Fondy B. R., Geiger D. R. Diurnal pattern of translocation and carbohydrate metabolism in source leaves of *Beta vulgaris* L. // Plant Physiol. 1982. Vol. 70, N 3. P. 671—676.

Fontana A. J., Hill K. L., Paige D., Hansen L. D., Criddle R. S. Calorespirometric analysis of plant tissue metabolism using calorimetry and pressure measurements // Thermochim. acta. 1995. Vol. 258. P. 1—14.

Forward D. F. Effect of temperature on respiration // Encyclopedia of Plant Physiology. 1960. Vol. XII. P. 234—258.

Freijssen A. H. J., Veen B. W. Phenotypic variation in growth as affected by N-supply: nitrogen productivity // Causes and consequences of variation growth rate and productivity of higher plants. The Hague, 1989. P. 19—33.

Freitas H. M. O. Drought // Plant Ecophysiology. New York etc., 1997. P. 129—149.

Fukai S., Silsby J. H. Responses of subterranean clover communities to temperature. II. Effects of temperature on dark respiration rate // Austral. J. Plant Physiol. 1977. Vol. 4. P. 159—167.

Fuscehun F. E. Effects of irradiance on growth and photosynthesis of *Populus euramericana* clones // *Canad. J. Forest Res.* 1978. Vol. 8. P. 94—99.

Gardeström P., Edwards G. E. Leaf mitochondria (C₃+C₄+CAM) // *Higher Plant Cell Respiration*. Berlin etc., 1985. P. 314—346.

Gareth H. Models of crop growth // *Nature*. 1988. Vol. 333, N 6159. P. 16—22.

Geiger D. R., Fondy B. R. Phloem loading and unloading: pathways and mechanisms // *Physiol. plant.* 1980. Vol. 11, N 7. P. 25—28.

Geiger D. R., Sovonik S. A. Effects of temperature, anoxia and other metabolic inhibitors on translocation // *Transport in plants. 1. Phloem transport*. Berlin, 1975. P. 256—286.

Geronimo J., Beevers H. Effects of aging and temperature on respiratory metabolism of green leaves // *Plant Physiol.* 1964. Vol. 39, N 5. P. 786—793.

Giaquinta R. Phloem loading of sucrose // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1983. Vol. 34. P. 343—387.

Giaquinta R. T., Quebedeaux B., Wittenbach V. Alteration in photosynthesis and assimilate partitioning between starch and sucrose in soybean leaves during seed filling // *5th Int. Congr. Photosynth.* Haikidiki, 1980. P. 206.

Gifford R. M., Evans L. T. Photosynthesis, carbon partitioning and yeild // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1981. Vol. 32. P. 485—509.

Gonzalez-Meller M. A., Ribas-Carlo M., Siedow J. N., Drake B. G. The direct inhibition of plant mitochondrial respiration by elevated CO₂ // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 112. P. 1349—1355.

Gordon A. J., Johnson I. R. The control of photoassimilate supply from barley leaves during light and dark periods // *Adv. Photosynth. Res.* 1984. Vol. IV P. 313—316.

Gordon A. J., Ryle G. J. A., Powell C. E. The strategy of carbon utilization in unicum barley. 1. The chemical fate of photosynthetically assimilated ¹⁴C // *J. Exp. Bot.* 1977. Vol. 28, N 107. P. 1258—1269.

Gordon A. J., Ryle G. J. A., Webb Q. The relationships between sucrose and starch during «dark» export from leaves of unicum barley // *J. Exp. Bot.* 1980. Vol. 31, N 122. P. 845—850.

Graham D. Effects of light on dark respiration // *Biochemistry of plants*. Vol. 2. New York; London, 1980. P. 526—580.

Graham D., Chapman E. A. Interactions between photosynthesis and respiration in higher plants // *Encyclopedia of Plant Physiology. Photosynthesis II*. Vol. 6. Berlin, 1979. P. 150—162.

Guy Ch. L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1990. Vol. 41. P. 187—223.

Hagemeyer J. Salt // *Plant Ecophysiology* / Ed. Prasad M. N. V. New York etc., 1997. P. 173—206.

Hak R., Natr L. Effect of nitrogen starvation and recovery on gas exchange characteristics of young barley leaves // *Photosynthetica*. 1987. Vol. 21, N 1. P. 9—14.

Hansen G. K. Utilization of photosynthates for growth, respiration, and storage in tops and roots of *Lolium multiflorum* // *Physiol. plant.* 1978. Vol. 42, N 1. P. 5—13.

Hansen G. K. Influence of nitrogen form and nitrogen absence on utilization of assimilates for growth and maintenance in tops and roots of *Lolium multiflorum* // *Physiol. plant.* 1979. Vol. 46, N 2. P. 165—168.

Hansen G. K., Jensen C. K. Growth and maintenance respiration in whole plants, tops, and roots of *Lolium multiflorum* // *Physiol. plant.* 1977. Vol. 39, N 2. P. 155—164.

Hansen L. D., Hopkin M. S., Rank D. R. et al. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // *Planta.* 1994. Vol. 194, N 1. P. 77—85.

Hansen L. D., Taylor D. K., Smith B. N., Criddle R. S. The relation between plant growth and respiration: application to ecology and crop cultivar selection // *Russian J. Plant Physiol.* 1996. Vol. 43, N 6. P. 691—697.

Hansen L. D., Hopkin M. S., Criddle R. S. Plant calorimetry: A window to plant physiology and ecology // *Thermochim. acta.* 1997. Vol. 300. P. 183—187

Hansen L. D., Smith B. N., Criddle R. S., Breidenbach R. W. Calorimetry of plant respiration // *J. Thermal Anal.* 1998a. Vol. 51. P. 757—763.

Hansen L. D., Breidenbach R. W., Smith B. N. et al. Misconceptions about the relation between plant growth and respiration // *Bot. acta.* 1998b. Vol. 111. P. 1—6.

Harper J. L. Population biology of plants. London etc., 1977. 892 p.

Harvey D. M. The photosynthetic and respiratory potential of the fruit in relation to seed yield of leafless and semi-leafless mutant of *Pisum sativum* L. // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 178. P. 331—336.

Hatrack A. A., Bowling D. J. E. A study of the relationship between root and shoot metabolism // *J. Exp. Bot.* 1973. Vol. 24, N 80. P. 607—613.

Heber U. Metabolite exchange between chloroplasts and cytoplasm // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1974. Vol. 25. P. 393—421.

Heichel G. H. Confirming measurements of respiration and photosynthesis with dry matter accumulation // *Photosynthetica.* 1971. Vol. 5, N 2. P. 92—98.

Heldt H. W. Adenine nucleotide translocation in spinach chloroplasts // *FEBS Lett.* 1969. N 5. P. 11—14.

Heldt H. W. Transport of metabolites between cytoplasm and mitochondrial matrix // *Transport in Plants (Encyclopedia of Plant Physiology. 3).* Berlin, 1976. P. 235—254.

Hellebust J. A., Bidwell R. G. S. Protein metabolism, respiration in attached and detached primary wheat leaves // *Canad. J. Bot.* 1964. Vol. 42, N 4. P. 357—366.

Hendrix D. L., Grande R. I. Carbon partitioning and export from mature cotton leaves // *Plant Physiol.* 1991. Vol. 95, N 1. P. 228—233.

Herridge D. F., Pate J. S. Utilization of net photosynthate for nitrogen fixation and protein production in an annual legume // *Plant Physiol.* 1977. Vol. 60, N 5. P. 759—764.

Heslehurst M. R., Wilson G. L. Studies on the productivity of tropical pasture plants. IV Separation of photosynthetic and respiratory components of net assimilation rate by growth analysis and gas exchange techniques under natural lighting // *Austral. J. Agr. Res.* 1974. Vol. 25, N 3. P. 415—424.

Hesketh J. D., Baker D. N., Duncan W. G. Simulation of growth and yield in cotton: respiration and carbon balance // *Crop Sci.* 1971. Vol. 11, N 3. P. 394—398.

Hirose T. Nitrogen uptake and plant growth. II. An empirical model of vegetative growth and partitioning // *Ann. Bot.* 1986. Vol. 58, N 4. P. 487—496.

Hirose T. Modelling the relative growth rate as function of plant nitrogen concentration // *Physiol. plant.* 1988a. Vol. 72, N 1. P. 185—189.

Hirose T. Nitrogen uptake and plant growth. II. An empirical model of vegetative growth and partitioning // *Ann. Bot.* 1988b. Vol. 58, N 4. P. 487—496.

Hirose T., Kitajima K. Nitrogen uptake and plant growth. 1. Effect of nitrogen removal on growth of *Polygonum cuspidatum* // *Ann. Bot.* 1986. Vol. 58, N 4. P. 479—486.

Hirota O., Takeda T. Studies on utilization of solar radiation by crop stands. III. Relationships between conversion efficiency of solar radiation energy and respiration of construction and maintenance of rice and soybean plant populations // *Jap. J. Crop Sci.* 1978. Vol. 47, N 2. P. 336—343.

Hiser C., McIntosh L. Alternative oxidase of potato is an integral membrane protein synthesized de novo during aging of tuber slices // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 93. P. 312—318.

Ho L. C., Shaw A. F. Carbon economy and translocation of ^{14}C in leaflets of the seventh leaf of tomato during leaf expansion // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41, N 174. P. 833—848.

Ho L. C., Thornley J. H. M. Energy requirements for assimilate translocation from mature tomato leaves // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 178. P. 481—483.

Hogan K. P., Smith A. P., Ziska L. H. Potential effects of elevated CO_2 and changes in temperature on tropical plants // *Plant, Cell, Environ.* 1991. Vol. 14, N 8. P. 763—778.

Hole C. C., Barnes A. Maintenance and growth components of carbon dioxide efflux from growing pea fruits // *Ann. Bot.* 1980. Vol. 45, N 3. P. 295—307.

Hopkin M. S. Calorimetric studies of plant physiology. Ph. D. Dissertation. Provo, 1991. 90 p.

Hopkinson J. M. Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf // *J. Exp. Bot.* 1964. Vol. 15, N 1. P. 125—137.

Hover J. M., Gustafson F. G. Rate of respiration as related to age // *J. Gen. Physiol.* 1926, N 10. P. 33.

Huber B., Polster H. Zur Frage der physiologischen Ursachen der unterschiedlichen Stoffherzeugung von Pappelklonen // *Biol. Zbl.* 1955. Bd 74. S. 370—420.

Huck M. G., Hageman R. H., Hansen J. B. Diurnal variation in root respiration // *Plant Physiol.* 1962. Vol. 37, N 3. P. 371—375.

Hunt T. C., Loomis R. S. Respiration modelling and hypothesis testing with a dynamic model of sugar beet growth // *Ann. Bot.* 1979. Vol. 44, N 1. P. 5—17.

Huq S., Palmer J. M. Isolation of a cyanide-resistant duroquinol oxidase from *Arum maculatum* mitochondria // *FEBS Lett.* 1978a, N 95. P. 217—220.

Huq S., Palmer J. M. The involvement and possible role of quinone in cyanid-resistant respiration // *Plant mitochondria. Amsterdam*, 1978b. P. 225—232.

Hughes L. A. P. A comparison of the effects of light intensity and duration on *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments. II. Ontogenetic change in respiration // *Ann. Bot.* 1973. Vol. 37, N 150. P. 275—286.

Hughes L. A. P., Cockshull K. E. Further effects of light intensity, carbon dioxide concentration and day temperature on the growth of *Chrysanthemum morifolium* cv. Bright Golden Anne in controlled environments // *Ann. Bot.* 1972. Vol. 36, N 146. P. 535—550.

Ingestad T. A definition of optimum nutrient requirements in birch seedlings // *Physiol. plant.* 1971. Vol. 24, N 1. P. 118—125.

Ingestad T. Nitrogen stress in birch seedlings. II. N, P, K, Ca and Mg nutrition // *Physiol. plant.* 1979. Vol. 45, N 1. P. 149—197.

Ingestad T., Lund O. Nitrogen stress in birch seedlings. I. Growth technique and growth // *Physiol. plant.* 1979. Vol. 45, N 1. P. 137—148.

Irving D. E., Silsbury J. H. A comparison of the rate of maintenance respiration in some crop legumes and tobacco determined by three methods // *Ann. Bot.* 1987. Vol. 59, N 3. P. 257—264.

Irving D. E., Silsbury J. H. The respiration of mature field bean (*Vicia faba* L.) leaves during prolonged darkness // *Ann. Bot.* 1988. Vol. 62, N 5. P. 473—479.

Johnson I. R. Nitrate uptake and respiration in roots and shoots: a model // *Physiol. plant.* 1983. Vol. 58, N 2. P. 145—147.

Johnson R. P. C. Phloem transport. Hypotheses about how translocation is driven // *J. Exp. Bot.* 1986. Vol. 37, N 182. P. 1429—1431.

Jolivet Y., Pireaux J. C., Dizengremel P. Changes in properties of barley leaf mitochondria isolated from NaCl-treated plants // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 94. P. 641—646.

Jones H. G. Plants and microclimate: a quantitative approach to experimental plant physiology. Cambridge, 1992. 413 p.

Jones M. B., Leafe E. L., Collet B. Pattern of respiration of perennial ryegrass crop in the field // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 179. P. 693—703.

Kallarackal J., Milburn J. A. Respiration and phloem translocation in the roots of chickpea (*Cicer arietinum*) // *Ann. Bot.* 1985. Vol. 56, N 2. P. 211—218.

Kallis A., Golovko T. Potato plant respiration pattern during growth period // *Acta Physiol. plant.* 1988. Vol. 10, N 2. P. 123—132.

Kallis A., Kull K. Changes in the components of dark respiration during the growing period and their relationship with the growing of barley plants // *Produkce biomasy a tvorba vynosu polnich plodin.* Praga, 1977. P. 81—89.

Kallis A., Tooming H. Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters, specific leaf weight and growth functions on yield // *Photosynthetica.* 1974. Vol. 8, N 2. P. 91—103.

Kandler O. Über den «Synthetischen Wirkungsgrad» in vitro kultivierter Embryonen, Wurzeln und Sprosse // *Z. Naturforsch.* 1953. Bd 88, H. 3. S. 110—117.

Kaul R. Effect of water stress on respiration of wheat // *Canad. J. Bot.* 1966. Vol. 44, N 5. P. 623—632.

Keullen van H., Penning de Vries F. W. T., Dress E. M. A summary model for crop growth // *Simulation of plant growth and crop production.* Wageningen, 1982. P. 87—97.

Kidd F., West C., Briggs G. E. A quantitation analysis of the growth of *Helianthus annuus*. 1. The respiration of the plant and its parts throughout the life cycle // *Proc. Roy. Soc. London.* B 92. 1921. P. 368—384.

Kiener C. M., Bramlage W. J. Temperature effects on the activity of the alternative respiratory pathway in chill-sensitive *Cucumis sativus* // *Plant Physiol.* 1981. Vol. 68. P. 1474—1478.

Kimura M., Yokoi Y., Hogetsu K. Quantitative relationships between growth and respiration. II. Evaluation of constructive and maintenance respiration of growing *Helianthus tuberosus* leaves // *Bot. Mag. (Tokyo).* 1978. Vol. 91, N 1. P. 43—56.

King R. W., Evans L. T. Photosynthesis in artificial communities of wheat, lucerne, and subterranean clover plants // Austral. J. Biol. Sci. 1967. Vol. 20, N 3. P. 623—635.

King A. W., Emanuel W. R., Post W. M. Projecting future concentrations of atmospheric CO₂ with global carbon cycle models: the importance of simulation historical changes // Environ. Manage. 1992. Vol. 16. P. 91—108.

Kira T., Ogawa H., Shinozaki R. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-yield interrelationships in regularly dispersed populations // J. Inst. Polytech. Osaka Cy Univ. 1953. Vol. 4. P. 1—16.

Kishitani S., Shibles R. Respiration rates of soybean cultivars // Crop Sci. 1986. Vol. 26, N 3. P. 580—583.

Kobata T., Takami S. Changes in respiration, dry-matter production and its partition in rice (*Oryza sativa* L.) in response to water deficit during the grain-filling period // Bot. Mag. (Tokyo). 1986. Vol. 99, N 1056. P. 379—393.

Koizumi H., Nakadai T., Usami Y. et al. Effect of carbon dioxide concentration on microbial respiration in soil // Ecol. Res. 1991. Vol. 6. P. 227—232.

Koshkin E., Tretiakov N. N. Gas exchange measurements required to predict the newly fixed carbon pool size in a source leaf of corn (*Zea mays* L.) // Plant, Cell, Environ. 1990. Vol. 13, N 2. P. 147—153.

Koster A. L. Changes in metabolism of isolated root systems of soy bean // Nature. 1963. Vol. 198, N 4881. P. 709—710.

Kriedemann P. E. Stomatal and photosynthetic limitations to leaf growth // Austral. J. Plant Physiol. 1986. Vol. 13, N 1. P. 15—31.

Krömer S. Respiration during photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1995. Vol. 46. P. 45—70.

Kuijper J. Über den Einflüsse der Temperature auf die Atmung der höheren Pflanzen // Recueil Trav. Bot. Neerl. 1910. Bd 7. S. 131—240.

Lafitte H. R., Loomis R. S. Calculation of growth yield, growth respiration and heat content of grain sorghum from elemental and proximal analysis // Ann. Bot. 1988. Vol. 62. P. 353—361.

Lambers H. Efficiency of root respiration in relation to growth, morphology and soil composition // Physiol. plant. 1979. Vol. 46. P. 194—202.

Lambers H. Cyanid-resistant respiration: a non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow // Physiol. plant. 1982. Vol. 55. P. 478—485.

Lambers H. Regulatory aspects of respiration in roots and shoots // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin Math.-naturwiss. R. 1984. Vol. 33, N 4. P. 315—318.

Lambers H. Respiration in intact plant and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms // Higher Plant Cell Respiration. Berlin etc., 1985. P. 418—473.

Lambers H. Growth, respiration, exudation and symbiotic associations: the fate of carbon translocated to the roots // Root development and function (Seminar series; 30). Cambridge, 1987. P. 125—145.

Lambers H., Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences // Adv. Ecol. Res. 1992. Vol. 23. P. 187—261.

Lambers H., Rychter A. M. The biochemical background of variation in respiration rate: respiratory pathways and chemical composition // Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. The Hague, 1989. P. 199—225.

Lambers H., Blacquiére T., Stuiver C. E. E. Interaction between osmoregulation and the alternative respiratory pathway in *Plantago coronopus* as affected by salinity // *Physiol. plant.* 1981. Vol. 51. P. 63—68.

Lambers H., Simpson R. J., Beilharz V. C., Dalling M. J. Translocation and utilization of carbon in wheat (*Triticum aestivum*) // *Physiol. plant.* 1982. Vol. 56, N 1. P. 18—22.

Lambers H., Szaniawski R. K., Visser de R. Respiration for growth, maintenance and ion uptake. An evolution of concepts, methods, values and their significance // *Physiol. plant.* 1983. Vol. 58, N 4. P. 556—563.

Lance C., Chaweau M., Dizengremel P. The cyanide-resistant pathway of plant mitochondria // *Higher Plant Cell Respiration*. Berlin, 1985. P. 202—247.

Larcher W. Effects of low temperature stress and frost injury on plant productivity // *Physiological processes limiting plant productivity*. London, 1981. P. 253—269.

Larcher W., Bodner M. Criteria for chilling stress in *Saintpaulia ionantha* // *Angew. Bot.* 1987. Vol. 61. P. 309—323.

Laties G. G. The cyanid-resistant, alternative path in higher plant respiration // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1982. Vol. 33. P. 519—555.

Leach J. E., Baker N. R. Development of photosynthetic capacity in leaves // *The growth and functioning of leaves*. Cambridge, 1983. P. 271—308.

Leach J. E., Parkinson K. J., Woodhead T. Photosynthesis, respiration and evaporation of a field-grown potato crop // *Ann. Appl. Biol.* 1982. Vol. 101, N 2. P. 377—390.

Ledig F. T., Drew A. P., Clark J. G. Maintenance and constructive respiration, photosynthesis and net assimilation rate in seedlings of pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // *Ann. Bot.* 1976. Vol. 40, N 166. P. 289—300.

Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. New York; London, 1972. 697 p.

Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Vol. 1. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York etc., 1980. 497 p.

Loomis R. S., Lafitte H. R. The carbon economy of a maize crop exposed to elevated CO₂ concentrations and water stress as determined from elemental analysis // *Field Crops Res.* 1987. Vol. 17, N 1. P. 63—74.

Ludlow M. M., Ng T. T. Leaf elongation rate in *Panicum maximum* var. trichoglume following removal of water stress // *Austral. J. Plant Physiol.* 1977. Vol. 4. P. 263—272.

Ludvig L. J., Saeki T., Evans L. T. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area // *Austral. J. Biol. Sci.* 1965. Vol. 18. P. 1103—1109.

Lyons J. M. Chilling injury in plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1973. Vol. 24. P. 445—466.

Mariko S. Maintenance and constructive respiration in various organs of *Helianthus annuus* L. and *Zinnia elegans* L. // *Bot. Mag. (Tokyo)*. 1988. Vol. 101, N 1061. P. 73—77.

McCaig T. N., Hill R. D. Cyanid-insensitive respiration in wheat: cultivar differences and effects of temperature, carbon dioxide and oxygen // *Canad. J. Bot.* 1977. Vol. 55. P. 549—555.

McCree K. J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions // *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Wageningen, 1970. P. 221—229.

McCree K. J. Equation for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as function of dry weight, photosynthetic rate and temperature // *Crop Sci.* 1974. Vol. 14, N 4. P. 509—514.

McCree K. J. Maintenance requirements of white clover at high and low growth rates // *Crop Sci.* 1982. Vol. 22, N 2. P. 345—351.

McCree K. J. Carbon balance as function of plant size in sorghum plants // *Crop Sci.* 1983. Vol. 23. P. 1173—1177.

McCree K. J. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress // *Austral. J. Plant Physiol.* 1986. Vol. 13, N 1. P. 33—44.

McCree K. J. Sensitivity of sorghum grain yield to ontogenetic changes in respiration coefficients // *Crop Sci.* 1988. Vol. 28, N 1. P. 114—120.

McCree K. J., Anthor M. E. Effects of diurnal variation in temperature on the carbon balance of white clover plants // *Crop Sci.* 1982. Vol. 22, N 4. P. 822—827.

McCree K. J., Kresovich S. Growth and maintenance requirements of white clover as function of daylength // *Crop Sci.* 1978. Vol. 8, N 1. P. 22—25.

McCree K. J., Silsbury J. H. Growth and maintenance requirements of subterranean clover // *Crop Sci.* 1978. Vol. 18, N 1. P. 13—18.

McCree K. J., Troughton J. H. Non-existence of an optimum leaf area index for the production rate of white clover growth under constant conditions // *Plant Physiol.* 1966. Vol. 41. P. 1615—1623.

McCree K. J., Kallsen C. E., Richardson S. G. Carbon balance of sorghum plants during osmotic adjustment to water stress // *Plant Physiol.* 1984. Vol. 76. P. 898—902.

McDermitt D. K., Loomis R. S. Elemental composition of biomass and its relation to energy content, growth efficiency, and growth yield // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 48, N 3. P. 275—290.

McIntosh L. Molecular biology of the alternative oxidase // *Plant Physiol.* 1994. Vol. 105, N 3. P. 781—786.

McLean F. T. Field studies of the carbon dioxide absorption of Coco-nut leaves // *Ann. Bot.* 1920. Vol. 34. P. 367—389.

McNulty A. K., Cummins W. R. The relationship between respiration and temperature in leaves of the arctic plant *Saxifraga cernua* // *Plant, Cell, Environ.* 1987. Vol. 10. P. 319—325.

Meeuse B. J. D. Thermogenic respiration in aroids // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1975. Vol. 26. P. 117—126.

Mengel K. Responses of various crop species and cultivars to fertilizer application // *Plant and Soil.* 1983. Vol. 72, N 2—3. P. 305—319.

Merino J. The cost of growing and maintaining leaves of mediterranean plants // *Plant Response to Stress. NATO ASI Series.* Vol. G 15. Berlin, 1987. P. 553—564.

Migus W. N., Hunt L. A. Gas exchange rates and nitrogen concentration in two winter wheat cultivars during the grain-filling period // *Canad. J. Bot.* 1980. Vol. 58, N 19. P. 2110—2116.

Midorikawa B. Growth-analytical study of alterbosa on Mt. Hokkoda, north-west Japan // *Ecol. Rev.* 1959. Vol. 15, N 3. P. 83—93.

Millar A. H., Hoefnagel M. H. N., Day D. A., Wiskich J. T. Specificity of the organic acid activation of alternative oxidase in plant mitochondria // *Plant Physiol.* 1996. Vol. 111, N 3. P. 613—618.

Millar A., Tsai C. H., Hemphill D. et al. Elevated CO₂ effects during leaf ontogeny // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 115, N 3. P. 1195—1200.

Mogensen V. O. Field measurements of dark respiration rates of roots and aerial parts in Italian ryegrass and barley // *J. Appl. Ecology.* 1977. Vol. 14, N 1. P. 243—252.

Moldau H., Karolin A. Effect of the reserve pool on the relationships between respiration and photosynthesis // *Photosynthetica*. 1977. Vol. 11, N 1. P. 38—47.

Möller I. M., Palmer J. M. Regulation of the tricarboxylic acid cycle and organic acid metabolism // *The physiology and biochemistry of plant respiration*. Cambridge, 1984. P. 105—122.

Möller I. M., Berczi A., Plas van der L. H. W., Lambers H. Measurement of the activity and capacity of alternative pathway in intact plant tissues: identification of problems and possible solutions // *Plant Physiol*. 1988. Vol. 72. P. 642—649.

Monsi M. Drymatter reproduction in plants. I. Schemata of drymatter reproduction // *Bot. Mag. (Tokyo)*. 1960. Vol. 73. P. 81—90.

Mooney H. A. The carbon balance of plants // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1972. Vol. 3. P. 315—346.

Mooney H. A., Wright R. D., Strain B. R. The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California // *Amer. Midland. Natur.* 1964. Vol. 72, N 2. P. 201—297.

Moore A. L., Rich P. R. Organization of the respiratory chain and oxidative Phosphorylation // *Higher Plant Cell Respiration*. Berlin, 1985. P. 134—172.

Moore A. L., Siedow J. N. The regulation and nature of the cyanid-resistant alternative oxidase of plant mitochondria // *Biochim. Biophys. Acta*. 1991. Vol. 1059. P. 121—140.

Morgan M. A., Jackson W. A., Volk R. J. Uptake and assimilation of nitrate by corn roots during and after induction of the nitrate uptake system // *J. Exp. Bot.* 1985. Vol. 36, N 167. P. 859—869.

Moser L. E., Volence J. J., Nelson C. J. Respiration, carbohydrate content and leaf growth of tall fescue // *Crop Sci.* 1982. Vol. 22, N 4. P. 781—786.

Moynihan M. R., Ordentlich A., Raskin I. Chilling induced heat evolution in plants // *Plant Physiol*. 1995. Vol. 108, N 3. P. 995—999.

Münch E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena, 1930. 235 S.

Munns R., Termaat A. Whole-plant responses to salinity // *Austral. J. Plant Physiol*. 1986. Vol. 13, N 1. P. 143—160.

Murata J. Physiological responses of nitrogen in plants // *Physiological aspects of crop yield*. Madison, 1969. P. 235—269.

Murtagh G. J., Hilligan E. A., Greer D. N. Components of growth and dark respiration of kikuyu (*Pennisetum clandestinum* Chiov.) at various temperatures // *Ann. Bot.* 1987. Vol. 59, N 2. P. 149—157.

Mutsaers H. J. W. Growth and assimilate conversion of cotton bolls (*Gossypium hirsutum* L.). 1. Growth of fruits and substrate demand // *Ann. Bot.* 1976. Vol. 40, N 166. P. 301—315.

Nalborczyk E., Nalborczyk T., Wawrzonowska B. Model of photosynthetic activity in cereals // *Proc. V Int. Congr. Photosynth.* 1981. Vol. 6. P. 97—106.

Natr L. Influence of mineral nutrition on photosynthesis and the use of assimilates // *Photosynthesis and productivity in different environments*. London, 1975. P. 537—542.

Nelson C. J., Spollen W. G. Fructans // *Physiol. plant.* 1987. Vol. 71, N 4. P. 512—516.

Nieman R. H. Effects of sodium chloride on growth, photosynthesis and respiration of 12 crop plants // *Bot. Gaz.* 1962. Vol. 123. P. 279—285.

Öquist G., Martin B. Cold climat // *Photosynthesis in contrasting environments*. Amsterdam, 1986. P. 237—293.

Ordentlick A., Linzer R., Raskin I. Alternative respiration and heat evolution in plants // *Plant Physiol.* 1991. Vol. 97. P. 1545—1550.

Osada A. Relationship between photosynthetic activity and dry matter production in rice varieties, especially as influence by nitrogen supply // *Bul. Nat. Inst. Agr. Sci. Tokyo*, 1966. Vol. 14. Ser. D.

Osman A. M. Dry matter production of wheat crop in relation to light interception and photosynthetic capacity of leaves // *Ann. Bot.* 1971a. Vol. 35, N 143. P. 1017—1035.

Osman A. M. Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature and irradiation of shoots // *Photosynthetica*. 1971b. Vol. 5, N 2. P. 107—112.

Osman A. M., Goodman P. J., Cooper J. P. The effect of nitrogen, phosphorus and potassium on rates of growth and photosynthesis of wheat // *Photosynthetica*. 1977. Vol. 11, N 1. P. 66—78.

Palmblad I. G. Competition in experimental studies on populations of weeds with emphasis on the regulation of population size // *Ecology*. 1968. Vol. 49, N 1. P. 26—34.

Palmer J. M. The organization and regulation of electron transport in plant mitochondria // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1976. Vol. 27. P. 133—157.

Palmer T. N., Sugden M. C. The stoichiometry of Krebs cycle // *Trends Biochem. Sci.* 1983. Vol. 8. P. 161—162.

Papp J. C., Ball M. C., Terry N. A comparative study of the effects of NaCl salinity on respiration, photosynthesis and leaf extension growth in *Beta vulgaris* (sugar beet) // *Plant, Cell, Environ.* 1983. Vol. 6. P. 675—677.

Pate J. S., Layzell D. B., Atkins C. A. Economy of carbon and nitrogen in nodulated and nonnodulated (NO_3 -grown) legume // *Plant Physiol.* 1979. Vol. 64, N 6. P. 1083—1088.

Pate J. S., Atkins C. A., Perry M. W. Significance of photosynthate produced at different stages of growth as carbon source for fruit filling and seed reserve accumulation in *Lupinus angustifolius* L. // *Austral. J. Plant Physiol.* 1980. Vol. 7. P. 283—297.

Pearman I., Thomas S. M., Thorne G. M. Dark respiration of several varieties of winter wheat given different amounts of nitrogen fertilizer // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 47, N 5. P. 535—546.

Penning de Vries F. W. T. Respiration and growth // *Crop processes in controlled environments*. New York, 1972. P. 327—346.

Penning de Vries F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cells // *Ann. Bot.* 1975a. Vol. 39, N 1. P. 77—92.

Penning de Vries F. W. T. The use of assimilates in higher plants // *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge etc., 1975b. P. 459—480.

Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Laar van H. H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach // *J. Theor. Biol.* 1974. Vol. 45, N 3. P. 339—377.

Penning de Vries F. W. T., Witlag J. M., Kremer D. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content // *Ann. Bot.* 1979. Vol. 44, N 5. P. 595—609.

Penning de Vries F. W. T., Laar van H. H., Chardon M. C. M. Bioenergetics of growth of seeds, fruits and storage organs // *Potential productivity of field crops under different environments*. Los Banos; Laguna, 1983. P. 37—59.

Peterson R. L., Barker W. A., Howarth M. J. Development and structure of tubers // *Potato physiology*. New York, 1985. P. 123—152.

Pirt S. J. The maintenance energy of bacteria in growing culture // *Proceedings of the Royal Society*. London, 1965. Ser. B. 163. P. 224—231.

Pirt S. J. Principles of microbe and cell cultivation. Oxford etc., 1975. 274 p.

Pisek A., Winkler E. Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze // *Planta*. 1958. Bd 51. S. 518—543.

Plas van der L. H. W., Wagner M. J. Influence of ethanol on alternative oxidase in mitochondria from callus-forming potato tuber discs // *Physiol. Plant*. 1980. Vol. 49. P. 121—126.

Plas van der L. H. W., Wagner M. J. Regulation of the activity of the alternative oxidase in callus-forming discs from potato tubers // *Physiol. plant*. 1983. Vol. 58. P. 311—317.

Plaxton W. C. The organization and regulation of plant glycolysis // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1996. Vol. 47. P. 185—214.

Pollock C. J. Physiology and metabolism of sucrosyl-fructans // *Storage carbohydrates in vascular plants. Distribution, physiology and metabolism*. Cambridge, 1984. P. 97—113.

Post W. M., Peng T.-H., Emanuel W. R. et al. The global carbon cycle // *Amer Sci*. 1990. Vol. 78. P. 310—326.

Prasad T. K., Anderson M. D., Stewart C. R. Acclimation, hydrogen peroxide and abscisic acid protect mitochondria against irreversible chilling injury in maize seedlings // *Plant Physiol*. 1994. Vol. 105. P. 619—627.

Purvis A. C., Stewfelt R. L. Does the alternative pathway ameliorate chilling injury in sensitive plant tissues? // *Physiol. plant*. 1993. Vol. 88. P. 712—718.

Radin J. W. Control of plant growth by nitrogen: differences between cereals and broad leaf species // *Plant, Cell, Environ*. 1983. Vol. 6, N 1. P. 65—68.

Raghavendra A. S., Padmasree K., Saradedevi K. Interdependence of photosynthesis and respiration in plant cells: interactions between chloroplasts and mitochondria // *Plant Sci*. 1994. Vol. 97. P. 1—14.

Raschke K. Involvement of abscisic acid in the regulation of gas exchange: evidence and inconsistencies // *Plant growth substances*. London, 1982. P. 581—590.

Raven J. A. Division of labour between chloroplasts and cytoplasm // *The intact chloroplast*. Amsterdam, 1976. P. 403—443.

Rawson H. M. Gas exchange and growth in wheat and barley grown in salt // *Austral. J. Plant Physiol*. 1986. Vol. 13, N 4. P. 475—489.

Rawson H. M., Constable G. A. Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. 1. Photosynthesis, transpiration of leaves, stems and heads // *Austral. J. Plant Physiol*. 1980. Vol. 7, N 5. P. 555—563.

Repka J. Vzťah medzi minerálnou výživou, fotosyntézou, dýchaním a rastom rastlín // *Acta fytotechn*. 1979, N 35. P. 171—176.

Reuveni J., Gale J. The effect of high levels of carbon dioxide on dark respiration and growth of plants // *Plant, Cell, Environ*. 1985. Vol. 8. P. 623—628.

Reuveni J., Gale J., Mayer A. M. Reduction of respiration by high ambient CO₂ and the resulting error in measurements of respiration made with O₂ electrodes // *Ann. Bot*. 1993. Vol. 72, N 2. P. 129—131.

Rhoads D. M., McIntosh L. Salicylic acid regulation of respiration in higher plants: alternative oxidase expression // *Plant Cell*. 1992. Vol. 4. P. 1131—1139.

Rhoads D. M., McIntosh L. Salicylic acid-inducible alternative oxidase gene *aox1* and genes encoding pathogenesis-related proteins share regions of sequence similarity in their promoters // *Plant Mol. Biol.* 1993. Vol. 21. P. 615—624.

Rich P. Quinol oxidation in *Arum maculatum* mitochondria and its application to the assay, solubilization and partial purification of the alternative oxidase // *FEBS Lett.* 1978, N 96. P. 252—256.

Richardson S. G., McCree K. J. Carbon balance and water relations of sorghum exposed to salt and water stress // *Plant Physiol.* 1985. Vol. 79, N 4. P. 1015—1020.

Robson M. J. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. II. Carbon assimilation and respiration in seedling sward // *Ann. Bot.* 1973. Vol. 37, N 151. P. 501—518.

Robson M. J., Deacon M. J. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass: Changes in the weight and chemical composition of single leaves during their growth and death // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 181. P. 1199—1213.

Robson M. J., Parsons A. J. Nitrogen deficiency in small closed communities of S24 ryegrass. I. Photosynthesis, respiration, dry matter production and partition // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 181. P. 1185—1197.

Robson M. J., Parsons A. J. Respiratory efflux of carbon dioxide from mature and meristematic tissue of unicum barley during eighty hours of continuous darkness // *Ann. Bot.* 1981. Vol. 48, N 5. P. 727—731.

Rufty T. W., Raper C. D., Huder S. C. Alternations in internal partitioning of carbon in soybean plants in response to nitrogen stress // *Canad. J. Bot.* 1984. Vol. 62, N 3. P. 501—508.

Ruget F. Respiration de croissance et respiration d'entretien: methods de mesure, comparaison des resultats // *Agronomie.* 1981. Vol. 1, N 7. P. 601—610.

Runge M. Physiology and ecology of nitrogen nutrition // *Physiological plant ecology.* Berlin, 1983. P. 163—200.

Rychter A. M., Chauveau M., Bomsel J. L., Lance C. The effect of phosphate deficiency on mitochondrial activity and adenylate levels in bean roots // *Physiol. plant.* 1992. Vol. 84. P. 80—86.

Ryle G. J. A., Copby J. M., Powell C. E. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}\text{CO}_2$ in unicum barley and maize // *Ann. Bot.* 1976. Vol. 40, N 167. P. 571—586.

Ryle G. J. H., Powell C. E., Gordon A. J. Effect of source of nitrogen on the growth of fiskeby soyabean: the carbon economy of whole plants // *Ann. Bot.* 1978. Vol. 42, N 179. P. 637—648.

Sachs J. Handbuch die Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865. 514 S.

Sachs J. Lectures on the physiology of plants. Oxford, 1887.

Saez-Vasquer J., Raynal M., Delseny M. A rapeseed cold-inducible transcript encodes a phosphoenolpyruvate carboxykinase // *Plant Physiol.* 1995. Vol. 109, N 2. P. 611—618.

Salgio P. H., Pradet A. Soluble sugars, respiration, and energy change during aging of excised maize root tips // *Plant Physiol.* 1980. Vol. 66, N 3. P. 516—519.

Saradedevi K., Raghavendra A. S. Dark respiration protects photosynthesis against photoinhibition in mesophyll protoplasts of pea (*Pisum sativum*) // *Plant Physiol.* 1992. Vol. 99. P. 1232—1237.

Sasacawa H., La Rue T. A. Root respiration associated with nitrate assimilation by cowpea // *Plant Physiol.* 1986. Vol. 81, N 4. P. 972—975.

Satler S. O., Thimann K. V. Relation between respiration and senescence in oat leaves // *Plant Physiol.* 1983. Vol. 72, N 2. P. 540—546.

Sawada S. An ecophysiological analysis of the difference between the growth rates of young wheat seedlings in various seasons // *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, 1970. Vol. 3, N 10. P. 233—263.

Schippers P. A. The rate of respiration of potato tubers during storage. 1. Review of literature // *Potato Res.* 1977a. Vol. 20, N 3. P. 173—188.

Schippers P. A. The rate of respiration of potato tubers during storage. 2. Results of experiments in 1972 and 1973 // *Potato Res.* 1977b. Vol. 20, N 3. P. 189—206.

Schulze E.-D. Whole-plant responses to drought // *Austral. J. Plant Physiol.* 1986. Vol. 13, N 1. P. 127—141.

Schulze E.-D., Lange O. L., Buschbom U. et al. Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert // *Planta*. 1972. Vol. 108. P. 259—270.

Schwarz M., Gale J. Maintenance respiration and carbon balance of plants at low levels of sodium chloride salinity // *J. Exp. Bot.* 1981. Vol. 32. P. 933—941.

Šesták Z. Leaf ontogeny and photosynthesis // *Physiological process limiting plant productivity*. London etc., 1981. P. 147—158.

Sheehy J. E., Peacock J. M. Canopy photosynthesis and crop growth rate of eight temperate forage grasses // *J. Exp. Bot.* 1975. Vol. 26, N 94. P. 679—691.

Sheehy J. E., Woodward E. J., Jones M. B., Windram A. Microclimate, photosynthesis and growth of lucerne (*Medicago sativa* L.). 1. Microclimate and photosynthesis // *Ann. Bot.* 1979. Vol. 44, N 6. P. 693—707.

Sheehy J. E., Cobby J. M., Ryle G. J. A. The use of model to investigate the influence of some environmental factors on the growth of perennial ryegrass // *Ann. Bot.* 1980. Vol. 46. P. 343—365.

Shone M. G. T., Gale J. Effects of sodium chloride stress and nitrogen source on respiration, growth and photosynthesis in lucerne (*Medicago sativa* L.) // *J. Exp. Bot.* 1983. Vol. 34. P. 1117—1125.

Singh P., Naik M. S. Effects of photosynthesis on dark mitochondrial respiration in green cells // *FEBS Lett.* 1984. Vol. 165. P. 145—150.

Silvius J. E., Chatterton N. J., Kremer F. D. Photosynthate partitioning in soybean leaves at two irradiance levels. Comparative responses of acclimated and unacclimated leaves // *Plant Physiol.* 1979. Vol. 64, N 5. P. 872—875.

Simonis W. Über den Einfluss des Bodenwassergehaltes auf die Kohlensäureassimilation und den Ertrag bei Einjährigen // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* 1941. Bd 59. S. 52—68.

Simpson R. J., Lambers H., Dalling M. J. Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.). IV. Development of a quantitative model of the translocation of nitrogen to the grain // *Plant Physiol.* 1983. Vol. 71, N 1. P. 7—14.

Smillie R. M. Photosynthetic and respiratory activities of growing pea leaves // *Plant Physiol.* 1962. Vol. 37, N 6. P. 716—722.

Smith D. The nonstructural carbohydrates // *The biochemistry of herbage*. New York, 1973. Vol. 2. P. 105—155.

Sovonick S. A., Geiger D. R., Fellows R. J. Evidence for active phloem loading in the minor veins of sugar beet // *Plant Physiol.* 1974. Vol. 54, N 6. P. 886—891.

Spencer W. E., Wetzel R. G. Acclimation of photosynthesis and dark respiration of a submersed angiosperm beneath ice in a temperate lake // *Plant Physiol.* 1993. Vol. 101. P. 985—991.

Stahl R. S., McCree K. J. Ontogenetic changes in the respiration coefficients of grain sorghum // *Crop Sci.* 1988. Vol. 28, N 1. P. 111—113.

Steffen K. L., Palta J. P. Effects of light on photosynthetic capacity during cold acclimation in cold-sensitive and cold-tolerant potato species // *Physiol. plant.* 1986. Vol. 66, N 3. P. 353—359.

Stewart C. R., Martin B. A., Reding L., Cerwick Sh. Respiration and alternative oxidase in corn seedling tissues during germination at different temperatures // *Plant Physiol.* 1990. Vol. 92, N 3. P. 755—760.

Stitt M., Steup M. Starch and sucrose degradation // *Higher plant cell respiration.* Berlin etc., 1985. P. 347—390.

Storey B. T. Electron transport and energy coupling in plant mitochondria // *Biochemistry of Plants. Vol. 2. Metabolism and respiration.* New York, 1980. P. 125—197.

Szaniawski R. K. Homeostasis in cucumber plants during low temperature stress // *Physiol. plant.* 1985. Vol. 64, N 2. P. 212—216.

Szaniawski R. K., Adams M. S. Root respiration of *Tsuga canadensis* seedlings as influenced by intensity of net photosynthesis and dark respiration of shoots // *Amer. Midland Natur.* 1974. Vol. 9, N 2. P. 464—468.

Szaniawski R. K., Kielkiewicz M. Maintenance and growth respiration in shoots and roots of sunflower plants grown at different root temperatures // *Physiol. plant.* 1982. Vol. 54, N 4. P. 500—504.

Talouizite A., Champigny M. L. Response of wheat seedlings to short-term drought stress with particular respect to nitrate utilization // *Plant, Cell, Environ.* 1988. Vol. 11, N 3. P. 149—155.

Tanaka A. Efficiency of respiration // *Rice breeding.* Los Banos, 1972. P. 483—487.

Tanaka A., Osaki M. Growth and behavior of photosynthesized ^{14}C in various crops in relation to productivity // *Soil Sci. and Plant Nutr.* 1983. Vol. 29, N 2. P. 147—158.

Terroine F., Wurmster R. L'énergie de croissance. 1. Le développement de l'*Aspergillus niger* // *Bull. Soc. chim. biol.* 1922. Vol. 4. P. 509.

Terroine F., Bonnet R., Joessel P. H. L'énergie de croissance. II. La germination // *Bull. Soc. chim. biol.* 1924. Vol. 6, N 4. P. 357—393.

Tetley R. M., Thimann K. V. The metabolism of oat leaves during senescence. 1. Respiration, carbohydrate metabolism and the action of cytokining // *Plant Physiol.* 1974. Vol. 54. P. 294—303.

Thomas M. D., Hill G. R. Photosynthesis under field conditions // *Photosynthesis in plants.* Iowa State Univ. Press, 1949. P. 19—52.

Thornley J. H. M. Respiration, growth and maintenance in plants // *Nature.* 1970, N 227. P. 304—305.

Thornley J. H. M. Mathematical models in plant physiology. London, 1976. 318 p.

Thornley J. H. M. Growth, maintenance and respiration, a re-interpretation // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41, N 176. P. 1191—1202.

Thornley J. H. M. Interpretation of respiration coefficients // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 49, N 2. P. 257—259.

Thornley J. H. M., Hesketh J. D. Growth and respiration in cotton bolls // *J. Appl. Ecol.* 1972. Vol. 9, N 1. P. 315—317.

Tieszen L. L. Photosynthesis and respiration in arctic tundra grasses: field light intensity and temperature responses // *Arct. Alp. Res.* 1973. Vol. 5, N 3, pt 1. P. 239—251.

Tranquillini W. Photosynthesis and dry matter production of trees at high altitudes // *The formation of wood in forest trees.* New York; London, 1964. P. 505—518.

Turgeon R. The sink-source transition in leaves // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1989. Vol. 40. P. 119—138.

Turner J. F., Turner D. H. The regulation of glycolysis and the pentose phosphate pathway // *Biochemistry of plant.* Vol. 2. London, 1980. P. 279—316.

Umbach A. L., Siedow J. N. Covalent and noncovalent dimers of the cyanide-resistant alternative oxidase protein in higher plant mitochondria and their relationship to enzyme activity // *Plant Physiol.* 1993. Vol. 103. P. 845—854.

Upchurch R. P., Peterson M. L., Hagan R. M. Effect of soil-moisture content on the rate of photosynthesis and respiration in ladino clover (*Trifolium repens* L.) // *Plant Physiol.* 1955. Vol. 30, N 4. P. 297—303.

Vanlerberghe G. C., McIntosh L. Lower growth temperature increases alternative pathway capacity and alternative oxidase protein in tobacco callus // *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100. P. 115—119.

Vanlerberghe G. C., McIntosh L. Alternative oxidase: From gene to function // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1997. Vol. 48. P. 703—734.

Vanlerberghe G. C., Vanlerberghe A. E., McIntosh L. Molecular genetic alteration of plant respiration. Silencing and overexpression of alternative oxidase in transgenic tobacco // *Plant Physiol.* 1994. Vol. 106, N 4. P. 1503—1510.

Vanlerberghe G. C., Vanlerberghe A. E., McIntosh L. Molecular genetic evidence of the ability of alternative oxidase to support respiratory carbon metabolism // *Plant Physiol.* 1997. Vol. 113, N 2. P. 657—661.

Veen B. W. Energy costs of ion transport // *Genetic engineering of osmoregulation: impact on plant productivity for food, chemicals and energy.* New York, 1980. P. 187—195.

Veen B. W. Relation between root respiration and root activity // *Plant and Soil.* 1981. Vol. 63, N 1. P. 73—78.

Venter van der H. A. Cyanid-resistant respiration and cold resistance in seedlings of maize (*Zea mays* L.) // *Ann. Bot.* 1985. Vol. 56. P. 561—563.

Vertregt N., Penning de Vries F. W. T. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass // *J. Theor. Biol.* 1987. Vol. 128, N 1. P. 109—119.

Visser de R. On the integration of plant growth and respiration // *Plant mitochondria.* New York, 1987. P. 331—340.

Vitousek P. M. Beyond global warming: ecology and global change // *Ecology.* 1994. Vol. 75, N 7. P. 1861—1876.

Wagner A. M., Krab K. The alternative respiration pathway in plants: role and regulation // *Plant Physiol.* 1995. Vol. 95. P. 318—325.

Walker A. J., Thornley J. H. M. The tomato fruit: import, growth, respiration and carbon metabolism at different fruit sizes and temperatures // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41, N 175. P. 977—985.

Walton E. F., Jong de T. M. Growth and compositional changes in kiwifruit berries from three californian locations // *Ann. Bot.* 1990. Vol. 66, N 3. P. 285—298.

Walton E. F., Jong de T. M., Loomis R. S. Comparison of four methods calculating the seasonal pattern of plant growth efficiency of kiwifruit berry // *Ann. Bot.* 1990. Vol. 66, N 3. P. 299—307.

Warren W. J. Control of crop processes // *Crop processes in controlled environment.* London; New York, 1972. P. 7—30.

White J. H., Harper J. L. Correlated changes in plant size and number in plant populations // J. Ecol. 1970. Vol. 58. P. 467—485.

Werf van der A., Kooijman A., Weischen R., Lambers H. Respiratory costs for the maintenance of biomass, for growth and ion uptake in roots of *Carex diandra* and *Carex acutiformis* // *Physiol. plant.* 1988. Vol. 72. P. 483—491.

Willenbrink J., Schuster W. B. Localized inhibition of translocation of ^{14}C -assimilates in the phloem by valinomycin and other metabolic inhibitors // *Planta.* 1978. Vol. 139, N 3. P. 261—265.

Williams K., Percival F., Merino J., Mooney H. A. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content // *Plant, Cell, Environ.* 1987. Vol. 10. P. 725—734.

Willis A. J., Yemm E. W. The respiration of barley plants. VIII. Nitrogen assimilation and the respiration of the root system // *New Phytol.* 1955. Vol. 54, N 2. P. 163—181.

Wilson D. R. Variation of leaf respiration in relation to growth and photosynthesis of *Lolium* // *Ann. Appl. Biol.* 1975. Vol. 80, N 3. P. 323—338.

Wilson D. R. Response to selection of dark respiration rate of mature leaves in *Lolium perenne* and its effects on growth of young plants and simulated swards // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 49, N 3. P. 303—312.

Wilson D. R., Jones J. D. Effects of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yields of *Lolium perenne* cv. S. 23 // *Ann. Bot.* 1982. Vol. 49, N 3. P. 313—320.

Wilson D. R., Bavel van C. H. M., McCree K. J. Carbon balance of water-deficient grain sorghum plants // *Crop Sci.* 1980. Vol. 20, N 2. P. 153—159.

Wilson J. M. Leaf respiration and ATP levels at chilling temperatures // *New Phytol.* 1978. Vol. 80. P. 325—334.

Winkler E. Kartoffelbau in Tirol. II. Photosynthese-vermögen und respiration von verschiedenen Kartoffelsorten // *Potato Res.* 1971. Vol. 14, N 1. P. 1—18.

Winzeler H., Hunt L. A., Manon J. D. Ontogenetic changes in respiration and photosynthesis in unculm barley // *Crop Sci.* 1976. Vol. 16, N 6. P. 786—790.

Winzeler M., McCullough D. E., Hunt L. A. Genotypic differences in dark respiration of mature leaves in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Canad. J. Plant Sci.* 1988. Vol. 68, N 3. P. 669—675.

Wiskich J. T. Control of the Krebs cycle // *Biochemistry of plants.* Vol. 2. Metabolism and respiration. London, 1980. P. 244—278.

Wiskich J. T., Dry I. B. The tricarboxylic acid cycle in plant mitochondria: Its operation and regulation // *Higher Plant Cell Respiration.* Berlin etc., 1985. P. 281—313.

Wohl K., James W. O. The energy changes associated with plant respiration // *New Phytol.* 1942. Vol. 41, N 4. P. 230—256.

Wullschleger S. D., Norby R. J., Gunderson C. A. Growth and maintenance respiration in leaves of *Liriodendron tulipifera* L. exposed to long-term carbon dioxide enrichments in the field // *New Phytol.* 1992. Vol. 121. P. 515—523.

Wullschleger S. D., Ziska L. H., Bunce J. A. Respiratory responses of higher plants to atmospheric CO_2 enrichment // *Physiol. plant.* 1994. Vol. 90, N 1. P. 221—229.

Yamaguchi J. Respiration and the growth efficiency in relation to crop productivity // *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 1978. Vol. 59, N 1. P. 59—129.

Ziska L. H., Bunce J. A. Inhibition of whole plant respiration by elevated CO₂ as modified by growth temperature // *Physiol. plant.* 1993. Vol. 87. P. 459—466.

Ziska L. H., Bunce J. H. Direct and indirect inhibition of single leaf respiration by elevated CO₂ concentrations: interaction with temperature // *Physiol. plant.* 1994. Vol. 90, N 1. P. 130—138.

СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение. Актуальные вопросы дыхания растений	3
2. Дыхание — основной процесс жизнедеятельности растений	5
2.1. Общие представления о дыхании и дыхательных путях в растительных клетках	5
2.2. Организация и регуляция дыхания клеток, тканей и органов растений	15
2.3. Дыхание во время фотосинтеза	24
2.4. Дыхание и тепловыделение	27
3. Дыхательный газообмен растений	31
3.1. Онтогенетические изменения дыхания растений и их органов	35
3.2. Взаимосвязь дыхания с содержанием углеводов и азота в биомассе растений	53
4. Экологические аспекты регуляции дыхания	73
4.1. Температура	74
4.2. Водный дефицит	80
4.3. Засоление	85
4.4. Дыхание растений в условиях повышенного содержания CO ₂	87
5. Функциональные составляющие дыхания растений и их органов	91
5.1. Теоретические основы и методы разделения дыхания высших растений на функциональные составляющие	92
5.2. Экспериментальное изучение функциональных составляющих дыхания	99
5.3. Дыхание роста и поддержания. Связь с эффективностью роста	105
5.4. Дыхание и транспорт ассимилятов	118
5.5. Связь дыхания с поглощением ионов в корнях	127
6. Дыхание в донорно-акцепторной системе растений	129
6.1. Вклад производящих, поставляющих и потребляющих ассимиляты органов в дыхание целого растения	130
6.2. Дыхание и реутилизация фондов запасных ассимилятов в травянистых растениях	138
6.3. Связь эффективности роста со сменой донорно-акцепторных отношений в онтогенезе растений	141
6.4. Соотношение дыхания и фотосинтеза	148
6.5. Влияние внешних факторов на величину соотношения дыхания и фотосинтеза	151
7. Дыхание и продуктивность ценозов	157
8. Заключение	169
Литература	172
	203

CONTENTS

1. Introduction. Main Questions on Plant Respiration	3
2. Respiration as the Basis of Plant Vital Activity	5
2.1. General Idea of Respiration Process and Respiratory in Plant Cells	5
2.2. Organization and Regulation of Respiration of Plant Cells, Tissues and Organs	15
2.3. Respiration during Photosynthesis	24
2.4. Respiration and Heat Production	27
3. Respiratory Gas-exchange in Higher Plants	31
3.1. Ontogenetic Changes of Respiration in Plants and their Organs	35
3.2. Inter connection between Respiration and Tissue Carbohydrate and Nitrogen Content	53
4. Ecological Aspects of Respiration	73
4.1. Temperature	74
4.2. Water Stress	80
4.3. Salinity	85
4.4. Plant Respiration Response to Increasing Atmospheric CO ₂	87
5. Functional Components of Respiration of Plants and their Organs: Growth and Maintenance Respiration	91
5.1. Theoretical Basis and Methods of Estimating the Functional Components of Higher Plant Respiration	92
5.2. Experimental Study of Functional Components of Respiration	99
5.3. Growth and Maintenance Respiration and their Connection with Growth Efficiency	105
5.4. Respiration and Transport of Assimilates	118
5.5. Roots Respiration and Ion Uptake	127
6. Respiration the Source-Sink System of Plants	129
6.1. Respiratory Loses in Organs and Whole Plants	130
6.2. Respiration and Reutilization of Stored Assimilates in Herbaceous Plant	138
6.3. Growth Efficiency and Changes in Source-Sink Relations during Plant Development	141
6.4. Respiration / Photosynthesis Ratio in Plants with Different Morphophysiological Types of Source-Sink System	148
6.5. Influence of Environmental Factors on Respiration / Photosynthesis Ratio	151
7. Respiration and Productivity of Cenosis	157
8. Conclusion	169
References	172

Научное издание

Тамара Константиновна ГОЛОВКО

ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ
(физиологические аспекты)

Утверждено к печати

*Институтом биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук*

Редактор издательства Л. А. Бабушкина

Художник Е. В. Кудина

Технический редактор Е. Г. Коленова

Корректоры Л. М. Бова, О. И. Буркова и Ф. Я. Петрова

Компьютерная верстка Л. Н. Напольской

Лицензия № 020297 от 23 июня 1997 г. Сдано в набор 10.06.99.
Подписано к печати 20.10.99. Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 15.2.
Тираж 500 экз. Тип. зак. № 3283. С 229

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ФИРМА
«НАУКА» РАН ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ**

**Сравнительная анатомия семян. Т. 6. Двудольные.
Rosidae.**

Том 6 — продолжение многотомного издания по анатомии семян цветковых растений. Рассмотрены важнейшие анатомические характеристики семян 90 семейств из 21 порядка подкласса *Rosidae*, начиная с семейства *Hugoniaceae* и включая семейство *Sapotogiaceae*. Описания составлены по единому плану и единой терминологии. Помимо данных литературы для многих семейств приведены материалы оригинальных исследований, рисунки, микрофотографии.

Для ботаников, морфологов, систематиков, филогенетиков.

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ФИРМА
«НАУКА» РАН ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ**

Мишуров В. П., Волкова Г. А., Портнягина Н. В. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми. Итоги работы Ботанического сада за 50 лет.

В монографии приведена биологическая характеристика 210 видов растений, изучавшихся в коллекционных питомниках кормовых и лекарственных растений Ботанического сада Института в 1946—1998 гг. По каждому виду даны сведения о его распространении, условиях произрастания, жизненной форме, времени привлечения в интродукцию, всхожести и морфометрических показателях семян, сроках наступления фенологических фаз, динамике роста, продуктивности зеленой массы и семян, зимостойкости и практическому использованию видов в кормопроизводстве, медицине.

Для биологов, интродукторов, селекционеров, работников сельского хозяйства.

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКАЯ ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ФИРМА
«НАУКА» РАН ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ**

Хмелинин И. Н., Швецова В. М. Эколого-биологические основы включения гидролизного лигнина в почвообразование.

В монографии представлены результаты многолетнего изучения проблемы включения крупнотоннажных отходов гидролизного и сельскохозяйственного производства в биологический круговорот веществ через подсферу. Рассмотрены закономерности процесса почвообразования в связи с устойчивостью агрофитоценозов и экологическими последствиями утилизации отходов. Разработана методология использования вторичных ресурсов, в основу которой положен системно-экологический подход. Показана целесообразность применения данного подхода в генеральных схемах природопользования на Севере.

Для почвоведов, растениеводов, экологов, специалистов по ресурсосберегающим технологиям.

ТАМАРА КОНСТАНТИНОВНА ГОЛОВКО

закончила Донецкий государственный университет.

Заведующая лабораторией экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра УрО РАН, профессор кафедры ботаники Коми государственного педагогического института и Сыктывкарского лесного института.

Докторскую диссертацию "Дыхание в донорно-акцепторной системе растений" защитила в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева (г. Москва).

Автор 150 опубликованных работ.

В НАСТОЯЩЕЙ РАБОТЕ НА СОВРЕМЕННОМ МАТЕРИАЛЕ РАССМОТРЕНЫ ОРГАНИЗАЦИЯ И РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СЕТИ РАСТЕНИЙ. АВТОР ПРИВОДИТ ДАННЫЕ О ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ВЗАИМОСВЯЗЯХ ДЫХАНИЯ С ПРОЦЕССАМИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ, А ТАКЖЕ ОБСУЖДАЕТ РЕАКЦИИ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ НА УСЛОВИЯ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ В КОНТЕКСТЕ ОЖИДАЕМЫХ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА. ПОКАЗАНЫ ВОЗМОЖНОСТИ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОЙ СПОСОБНОСТИ И МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВИДОВ НА ОСНОВАНИИ ИЗУЧЕНИЯ ТЕМНОВОГО ДЫХАНИЯ.

